Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix.

Mit Anhang:

Zu der Frage nach dem Spermatozoendimorphismus bei Paludina vivipara.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

verfasst und einer

Hohen philosophischen Fakultät, Sektion II

der

Kgl. Bayr. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Methodi Popoff.

Hierzu 1 Textfigur.

Sonder-Abdruck
aus dem
Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte
Bd. 70. 1907.
Verlag von Friedrich Cohen in Bonn.

Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix.

Mit Anhang:

Zu der Frage nach dem Spermatozoendimorphismus bei Paludina vivipara.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

verfasst und einer

Hohen philosophischen Fakultät, Sektion II

der

Kgl. Bayr. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Methodi Popoff.

Hierzu 1 Textfigur.

Sonder-Abdruck
aus dem
Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte
Bd. 70. 1907.
Verlag von Friedrich Cohen in Bonn.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548322_0057

Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix.

Mit Anhang:

Zu der Frage nach dem Spermatozoendimorphismus bei Paludina vivipara.

Hierzu 1 Textfigur.

Inhalt:

I. Einleitung. — Untersuchungsmethoden.

II. Entstehung und Anatomie des Ovars.

III. Chromatinveränderungen im Kern: Keimepithel, Follikelzellen, Ovogonien, leptotene, synaptene, pachytene, diplotene, dictyéne Kerne. Ausbildung der Chromosomen, Tetraden, Richtungskörper.

IV. Nucleolusfrage. Plastin- und Chromatinnucleoli, — Doppelnucleoli.

V. Veränderungen im Plasma: Chromidien, Dotterbildung.

1. Eier von Paludina. a) Erste Periode: Veränderungen im Plasma vor der Dotterbildung; b) zweite Periode: Vermehrung der Chromidien, — Dotterbildung.
2. Männliche Geschlechtszellen von Paludina: Erste Entstehung der Chromidien.
3. Männliche Geschlechtszellen von Helix pomatia. Chromidien. Chromidialfädchen, Pseudochromosomen, Nebenkern. Schicksal der Chromidien und des „Nebenkernes" bei der Spermienhistogenese. — Kopsch'sche und Sjövall'sche Osmiumsäure Methoden: Gangliennetze und Chromidien bei Helix.
4. Weibliche Geschlechtszellen von Helix pomatia: Erste Entstehung der Chromidien.

VI. Allgemeiner Teil.

1. Allgemeiner Überblick auf den ganzen Eibildungsvorgang. — Gemeinsame Momente mit der Ovogenese bei den Säugetieren. — Umbildungsvorgänge des Chromatins. — Synapsisstadium. — Bildung der Tetraden. — Wachstumsperiode. — Auflösung der Chromatinschleifen. — Individualitätshypothese der Chromosomen.
2. Chromidien bei Paludina und Helix. — Entstehung: enger Zusammenhang zu dem Kern. — Deutungsmöglichkeiten. — Die Chromidien als Kernprodukt. — Allgemeiner Überblick. — Befunde am Helix: Chromidien=Mitochondria=Pseudochromosomen=Nebenkern (Archo-

plasma, Sphère attractive, Idiozom etc.). — Ähnlichkeit mit den Osmiumnetzen bei den Ganglienzellen. Bedeutung der Chromidien: Auffassung Goldschmidts. — R. Hertwigs. — Einblick in die Physiologie der Zelle. — Das Chromatin als Vererbungsträger. — Sommatische und Geschlechtszellen. — Reifungserscheinungen. — Resumé.
VII. Anhang: Zu der Frage nach dem Spermatozoendimorphismus bei Paludina vivipara.

Einleitung.

Die vorliegende Untersuchung über die Eientwicklung von Paludina vivipara sollte auch mit dem genaueren Verfolgen der Befruchtungsprozesse bei denselben vervollständigt werden. Durch diesen letzten Teil der Arbeit hoffte ich in der Frage nach der Bedeutung der beiden Spermienarten, wie sie in den Hoden von Paludina vorkommen, nähere Aufschlüsse zu bekommen. Und in der Tat, nachdem die Untersuchungen von Meves die grossen Unterschiede, welche in der Spermiogenese der beiden männlichen Geschlechtszellarten vorkommen, aufgeklärt haben, ist die Frage nach deren biologischen Bedeutung in den Vordergrund getreten. Für die endgültige Entscheidung derselben konnten nur die Befruchtungsstadien Aufschluss geben. Im Laufe der Arbeit hat sich aber gezeigt, dass diese Stadien bei Paludina ausserordentlich selten und daher schwer zu bekommen sind. Dieser Umstand ist auch die Ursache für die Unvollständigkeit dieses Teils meiner Arbeit. Trotzdem die von mir in dieser Richtung gesammelten Tatsachen für die endgültige Entscheidung der Frage nicht ausreichen, enthalten sie aber manche neue Beobachtungen, bezw. manche Bestätigung von solchen schon von anderen Autoren nebenbei gemachten. Ich lasse sie daher als Anhang zu dieser Arbeit folgen.

Neben der Eientwicklung fand eine eingehende Besprechung die Chromidialfrage, welche durch die Arbeiten R. Hertwigs begründet und angeregt eine grosse Bedeutung in der Cytologie bekommen hat und Ausgangspunkt für wichtige cytologische Arbeiten geworden ist.

An dieser Stelle möchte ich nicht versäumen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Richard Hertwig für die Anregung zu dieser Arbeit und für seine Unterstützung während derselben, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Ich erfülle eine angenehme Pflicht, wenn ich dem Herrn Privat

dozenten Dr. Richard Goldschmidt, für die vielen Ratschläge und für das stets grosse und gütige Interesse, welches er an meiner Arbeit nahm, meinen herzlichsten Dank sage.

I. Untersuchungsmethoden.

Indem ich die eingehende Besprechung der Gewinnung des Materials und die daran anknüpfenden biologischen Beobachtungen an Paludina, in dem Anhang der Arbeit bringe, werde ich mich hier nur auf die angewandten Untersuchungsmethoden beschränken. Es waren Ovarien von Tieren in verschiedenem Alter und in verschiedenen Jahresperioden: Frühling, Sommer und Herbst fixiert, um möglichst alle Stadien der Eientwicklung zu bekommen. Zur Fixierung wurden hauptsächlich und mit sehr gutem Erfolg, die von Zencker, Petrounkewitsch und Flemming vorgeschlagenen Gemische angewandt. Besonders gut haben sich die beiden ersten bewährt. Die Fixierung mit Flemmingschem Gemisch gab bei Paludina ausgezeichnete Resultate für die Kerne, aber das Plasma wurde, wegen des hohen Fettgehaltes zu stark geschwärzt. Besonders günstig hat sich dagegen die Flemmingsche Flüssigkeit für Helix erwiesen; fast alle Beobachtungen bei diesem Tier sind an solchen Präparaten gemacht. Seltener habe ich auch die Hermannsche Flüssigkeit, reines konzentriertes Sublimat, Sublimat-Alkohol usw. angewandt. Die meisten Bilder für die Chromatinumwandlungen sind von Präparaten, welche mit der Eisenhämatoxylinmethode nach Heidenhain gefärbt waren, entnommen. Als Kontrollfärbungen, besonders für die Nucleolusfrage wurden ausserdem noch die Delafieldsche Hämatoxylinfärbung, Hämatoxylin-Eosin, Hämatoxylinsäurefuchsin, die zweifache Flemmingsche Färbung, die Berlinerblau Methode, Boraxkarmin, die Gentiana-violett Färbung usw. angewandt.

Gute Dienste haben mir auch die mit Borax-Karmin gefärbten und in Nelkenöl untersuchten Zerzupfungspräparate erwiesen. Beim Schneiden benutzte ich eine Schnittdicke von 5—10 μ und Aufkleben mit Wasser. Die meisten Bilder sind wegen der ausserordentlichen Kleinheit der Zellen bei einer Vergrösserung mit 2 mm approchrom. Öl-Immersion Leitz und Komp.-Okul. 18, bei Tubuslänge 170 mm, auf der Höhe des Mikroskoptisches mit dem Abbéschen Zeiss Zeichenapparat entworfen. Wo eine andere

Vergrösserung in Anwendung gekommen ist, wird an Ort und Stelle angegeben werden.

II. Entstehung und Anatomie des Ovars.

Nachdem ich mit dem Studium der Wachstumsveränderungen der Eier schon fertig war, wollte ich durch eigene Beobachtungen auch über die erste Anlage der Geschlechtsdrüse meine Arbeit vervollständigen. Ein Teil von den dazu nötigen Präparaten war auch schon fertig, als die umfangreiche und eingehende Arbeit von H. Otto und C. Tönniges (06) über die Entwicklung von Paludina vivipara erschien, in welcher H. Otto auch die Anlage und die weitere Entwicklung der weiblichen Geschlechtsdrüse behandelte. Bei dieser Sachlage und angesichts der Tatsache, dass dasselbe Thema auch von v. Erlanger und Drummond untersucht ist, und dass alle, mit kleinen Unterschieden (v. Erlanger) zu denselben Resultaten gekommen sind, sah ich von einer erneuten Untersuchung ab, die in dem Umfang, in welchem ich sie speziell für die mich interessierende Frage auszuführen gedachte, kaum etwas neues mehr versprach. Darum werde ich im folgenden die Entwicklung des Ovars hauptsächlich auf Grund der Untersuchungen Ottos kurz schildern.

Die erste Anlage der Gonade findet noch in den Uterus-embryonen statt und zwar nachdem die Niere und das Herz sich schon angelegt haben. „Sie (die erste Anlage der Gonade) erfolgte ebenfalls als solide Wucherung im linken Pericardteile, dorsal und dicht neben der linken Nierenanlage und dem Leberrande angelagert, eine Lage, die sie stets beibehält. Die anfangs aus wenigen Zellen bestehende Wucherung vergrössert sich durch schnelle Vermehrung ihrer Zellen zu einem ansehnlichen Zellstrang, der stets an Ausdehnung zunehmend, sich längs der Leber hinschiebt. Er bleibt auch in steter Verbindung mit der eng benachbarten linken Niere und erfährt wie sie, dieselbe Verlagerung auf der rechten Seite des Tieres“ (H. Otto und C. Tönniges, p. 465). Zu gleichen Resultaten ist auch J. H. Drummond gekommen, nur dass sie die erste Anlage der Gonade auf ein späteres Stadium verlegte: „Dorsal ist das Pericard eingeengt zu einem Punkt neben der Leber, und hier ist eine Wucherung (Proliferation) von Zellen im Entstehen begriffen, welche die Anlage der Gonade ist.“ (Zitiert nach

Otto und Tönniges, p. 466). v. Erlanger (91) beschreibt die erste Anlage der Gonade auch als eine Ausstülpung der Herzbeutelwand. Eine Diskussion der kardinalen Differenzpunkte, die sich in der Auffassung des Zellkomplexes, der die erste Anlage des Pericards darstellt, würde zu weit führen. Ich verweise über alle diese Fragen an die schon erwähnten Arbeiten von H. Otto und C. Tönniges, J. H. Drummond, v. Erlanger. Ich möchte nur kurz bemerken, dass sowohl v. Erlanger wie auch H. Otto und C. Tönniges trotz den tiefgreifenden prinzipiellen Unterschieden, die Zellanlage des Pericards als eine sekundäre Leibeshöhle (Coelom) auffassen und „dass damit die Geschlechtsdrüse dasselbe Verhältnis zeigt wie die Geschlechtsdrüse der Anneliden zum Peritoneum des Coeloms . . . .“ (Otto).

Während aber nach Erlangers Angaben das Coelom eine Ausstülpung des Darmes darstellt, d. h. denselben Bildungsprozess wie man ihn bei vielen Tierklassen (Chaetopoden, Echinodermen, Vertebraten etc.) findet, aufweist, bildet es sich nach Otto und Tönniges zuerst als eine kompakte Zellenanlage aus, welche von eingewanderten Ektodermzellen ihren Ursprung nimmt. Letzterer Bildungsprozess würde seinen Analogon in nur noch einigen anderen Molluskenarten finden.

Nach diesen Bemerkungen lasse ich gleich die Beschreibung des Ovars selbst folgen. Das Ovar zieht sich wie ein feines nur $^1/_2$—1 mm dickes Rohr an der, der Columella zugekehrten Seite der Leber vom Receptaculum seminis bis zu deren Spitze hin. Bei manchen Tieren habe ich bemerkt, dass von der Mitte des Ovars sich ein Ast abzweigt, der mit dem Ovarialrohr einen spitzen Winkel bildet und sich zu dem oberen Teil der Eiweissdrüse begibt, wo er, ohne in sie einzumünden, blind endet. Dieser ziemlich lange Ovarialast, der nur in seltenen Fällen zu finden ist, ist ganz mit normal entwickelten Eiern erfüllt. Das Ovar ist mit einer dünnen strukturlosen Membran umhüllt, an die nach aussen hin eine dünne Schicht faserigen Bindegewebes angrenzt. Diese Schicht, die sich der Länge nach am Ovar hinzieht, verdickt sich an seinem vorderen Teil in der Nähe vom Ovidukt beträchtlich, indem auch einige Muskelfaserchen auftreten. In der Bindegewebeschicht, welche die Umhüllung des Ovars bildet, sind überall platte, längsausgezogene Kerne verstreut, die mit kleinen Chromatinbröckchen erfüllt sind. Das Ovar ist mit

seiner Umhüllung in einem weitmaschigen Bindegewebe eingelagert. Nach dem Lumen des Ovars zu ist die ganze Ovarialwand mit einem einschichtigen Epithel ausgekleidet, das eine fast kubische Form besitzt. Diese Schicht ist als Keimepithel anzusehen, weil von ihr die Differenzierung der Ureier und der Follikelzellen ausgeht: eine scharf begrenzte Keimungszone existiert nicht. Vielmehr können die Eianlagen an den verschiedensten Stellen des Ovarialrohres liegen. Ganz am unteren Teile des Ovars, in der nächsten Nähe des Oviduktes, nehmen die Zellen an Breite ab und bekommen dadurch eine mehr ausgesprochene zylindrische Form. Dieser Teil des Ovars nimmt keinen Anteil an der Eibildung.

III. Chromatinveränderungen im Kern.

Tafel IV, V u. VI.

Keimepithel.

Tafel IV.

Sehr vorteilhaft für das Studium des Keimepithels sind die mit Borax-Karmin gefärbten und im Nelkenöl zerzupften Präparate. Bei guter Zerzupfung bekommt man isolierte Zellen, die eine längliche, unregelmässig konturierte Form aufweisen (Fig. 2). Der Plasmaleib bildet eine dünne Hüllschicht des Kerns, deren Dicke an den beiden ausgezogenen Enden der Zelle zunimmt. Besonders interessante Formen sind an den Kernen zu beobachten. Die gewöhnliche Kernform ist die längliche, sehr oft findet man aber auch gelappte Kerne, welche zwei, drei eventl. auch mehr Lappen besitzen (Fig. 3). In den Zerzupfungspräparaten bemerkt man, wie manchmal ein Lappen mit nur sehr schmalem Hals an dem Kern hängt. Die gelappte Kernform ist schon oft, auch in den Keimepithelien anderer Tiere beobachtet, so z. B. von Meves (03) in den Spermatogonien von Paludina, an denen ich mich selbst über die grosse Ähnlichkeit mit den in dem Ovar vorkommenden Formen überzeugen konnte; dann in den Keimzellen von verschiedenen Amphibien (Nussbaum, Meves (96) u. a.), in den Keimzellen (noyaux protobroques b) der Säugetiere (Winiwarter (00), usw. Wie bekannt, hatte Nussbaum diesen Kernformen grosse Bedeutung beigemessen und aus ihnen auch eine direkte Kern- und Zellteilung geschlossen. Mit der Deutung dieser Kernform stimme ich im Gegensatz zu Nussbaum mit

Meves überein, dass sie in gar keiner Beziehung zur Teilung stehen. Ich sehe in derselben nur den Ausdruck von funktionellen Zuständen des Kernes, und das um so mehr, als die gelappte Kernform sehr regelmässig auch in den Leberzellen von Paludina vorkommt. Auffallend in diesem Stadium ist das öftere Auftreten von degenerierenden Zellen. Dieselben lösen sich von der Ovarialwand ab und kommen im Lumen des Ovars zu liegen.[1]) Teilungen der Keimzellen sind besonders oft in den Ovarien von noch ganz jungen Tieren zu beobachten. Sie lassen sich schwer von den Mitosen gewöhnlicher Gewebszellen unterscheiden. Bemerken möchte ich nur, dass in mitotischen Zellen die Zahl der Chromosomen 14 beträgt. Sie stimmt mit der Zahl überein, welche von Meves an Gewebszellen und Spermatogonien, wie auch von mir an Furchungszellen und Leberzellen von Paludina festgestellt ist. Mit ausserordentlicher Deutlichkeit und sehr leicht zu konstatieren ist diese Zahl besonders in den ersten Furchungsstadien (Fig. 61, Taf. VI), wo die Zellen gross sind und die Chromosomen lange schleifenähnliche Form haben.

Das Chromatin ist in den Keimzellen in kleinen Bröckchen auf dem feinen achromatischen Netz verteilt. Es sind ein bis zwei, eventl. auch mehrere Nukleolen vorhanden, welche öfters von den grösseren Chromatinklümpchen schwer zu unterscheiden sind.

Follikelzellen.

(Taf. IV, Fig. 1).

Ausser Eizellen enthält das Epithel des Ovarialrohrs noch Zellen, welche den Follikel zu bilden bestimmt sind; sie sind zunächst von den Keimzellen kaum zu unterscheiden. Später ist dieser Unterschied leichter festzustellen, da die Follikelzellen sich an die Oberfläche der schon ziemlich stark ausgewachsenen Ovocyten dicht anschmiegen und dadurch eine abgeplattete und längliche Form annehmen. Gleichzeitig damit nimmt auch der in den jungen Follikelzellstadien ovale Kern eine längliche Form an. Das Chromatin ist in sehr kleinen Körnchen überall auf das Liningerüst des Kernes verstreut. Dieses Verhalten des Chromatins ist eines der Hauptmerkmale der Follikelzellen.

[1]) Näheres über die Deutung der gelappten Kerne siehe in meiner Arbeit „Depression der Protozoonzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen“ (Archiv f. Protistenkunde 1907). Zusatz bei der Korrektur.

Dagegen fehlt eine dritte, bei Gasteropoden meist vorhandene Kategorie von Zellen, die Nährzellen. Nachdem ich mich eingehend über die Charaktere, das Auftreten und das Aussehen der Nährzellen bei Helix orientiert habe, kann ich das mit Bestimmtheit betonen. Die Nährzellen wären in dem Ovar von Paludina überflüssig gewesen, weil, wie ich später auch zu schildern habe, eine ausserordentlich grosse Zahl von den in Entwicklung

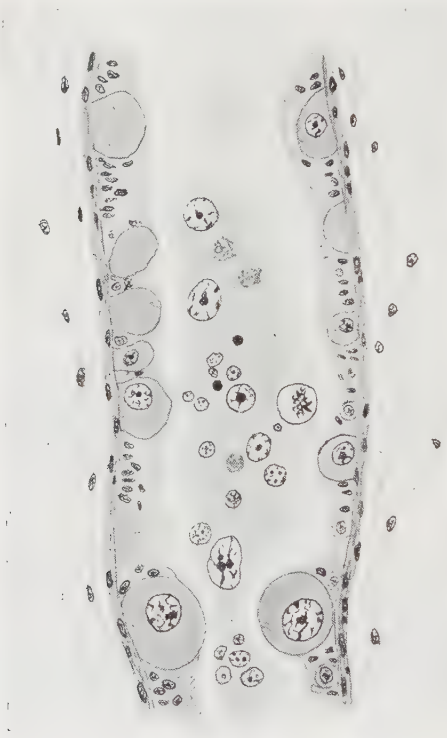

Fig. 1.
(Objekt. 3, Okul. 8, Tubuslänge 170.)

begriffenen Eiern degeneriert, und nur eine sehr geringe Zahl zur Reifung gelangt. Die degenerierten Eier lösen sich von der Wand des Ovars ab und fallen in dessen Lumen, wo das Plasma allmählich in eine breiähnliche Masse zerfällt (Textfig. 1). In dieser Weise sind die wachsenden Eier fast stets von einer Nährflüssigkeit umspült. Die Zahl der zerfallenen, im Ovariallumen liegenden Eier ist bei den jungen Ovarien am geringsten.

Ovogonien.

(Taf. IV, Fig. 4—12).

Die Differenzierung der Ovogonien (Ureier) aus dem Keimepithel wird eingeleitet mit Verdichtung des Chromatins zu grösseren Klümpchen und durch seine Verlagerung gegen die Peripherie der Zelle, was dieselbe lichter erscheinen lässt. Gleichzeitig tritt auch das achromatische Netzwerk deutlicher hervor. Es ist von sehr feinen, sich in verschiedener Richtung durchkreuzenden Lininfäden gebildet. An manchen Stellen bemerkt man, wie das Chromatin in dicke, plumpe Fortsätze auf das Liningerüst hinströmt. In dem Kern sind zwei bis drei Nukleolen zu bemerken: Kerne mit einem einzigen Nukleolus sind selten. Der Kern hat kaum an Grösse zugenommen. Im allgemeinen sind bei allen Chromatinumwandlungen bis zu der Hauptwachstumsphase[1]) die Grössendifferenzen der Kerne, zweier aufeinander folgenden Stadien so gering, dass man sie kaum merken kann; um die langsame Grössenzunahme festzustellen, ist es nötig, zwei in der Entwicklung weit von einander stehende Stadien zu vergleichen. Bei den Ovogonien ist auch die gelappte Kernform sehr oft zu finden. Bevor ich zu der Schilderung der Ovogonienumwandlungen eingehe, will ich hier kurz auch einiges über deren Teilung berichten.

Vor der Teilung nimmt der Kern eine mehr rundliche Form an, das Chromatin beginnt auf das Liningerüst überzuströmen (Fig. 5). Durch weitere Verdichtung des Chromatins (Fig. 6) kommen wir zu dem Stadium, wo die durch feine Lininfäden miteinander verbundenen Chromosomen (14) schon ausgebildet sind (Fig. 7). In Fig. 7 ist neben den Chromosomen ein rundlicher Körper mit schwarzen Rändern und grau gefärbtem Zentrum zu sehen: das ist der Rest eines Nucleolus In der Metaphase, Anaphase und der Telophase ist kein Nucleolus mehr zu bemerken. In einzelnen Chromosomen der Aequatorialplatte (Fig. 8) ist der Länge nach eine undeutliche, verschwommene

[1]) In der Ovogenese von Paludina sind die drei bekannten, noch von O. Hertwig (90) aufgestellten Perioden zu unterscheiden: die Vermehrungs-, die Wachstums- und die Reifungsperiode. Die Wachstumsperiode zerfällt ihrerseits in zwei Phasen, die zweite von denen die eigentliche Wachstumsperiode darstellt. In der ersten Phase dagegen finden hauptsächlich die komplizierten Chromatinveränderungen statt.

Lichtung wahrzunehmen, welche die erste Andeutung einer Längsteilung darstellt. Über den weiteren Verlauf der Mitose ist nichts besonderes zu bemerken (Fig. 8—11). In Fig. 8 ist die Tochterplatte, vom Pol aus gesehen, abgebildet. Über die Zahl der Teilungen, die eine Ovogonie durchmacht, kann ich nichts berichten. Nachdem der Kern in den Ruhezustand eingetreten ist, bemerkt man von neuem das Auftreten der Nukleolen.

Leptotene Kerne.[1])

(Taf. IV, Fig. 13—18).

Nun beginnen die grossen Chromatinklümpchen der Ovogonienkerne allmählich in kleinere zu zerfallen und auf dem Kerngerüst sich zu zerstreuen (Fig. 13). In Fig. 14, 15 und 16 haben wir den weiteren Verlauf dieses Vorgangs vor uns: die Zahl der grösseren Chromatinklümpchen nimmt immer mehr und mehr ab. Die Körnchen ihrerseits beginnen der Länge nach sich auszuziehen, das Chromatin beginnt, so zu sagen, auf die Lininfäden überzuströmen und schliesslich werden dieselben durch eine Chromatinschicht überzogen (Fig. 17, 18). In diesem Stadium sind noch kleine Knotenanschwellungen des Chromatins zu bemerken, die die letzten Reste der Chromatinkörnchen darstellen (Fig. 18). Noch einen Schritt weiter, verschwinden auch diese kleine Anschwellungen und das Chromatin nimmt in seiner Ausbreitung, dem Verlauf des Lininfadens folgend, die Form desselben an und schlingt sich in verschiedensten Richtungen wirr durcheinander, ein Umstand, der das Verfolgen seines Verlaufes unmöglich macht. Das konnte ich nicht einmal an isolierten Zellen machen. Begreiflich ist dann, dass die Frage, ob hier nur ein einheitlicher Faden vorliegt, oder ob das Chromatin sich schon in mehrere lange Fäden abgeteilt hat, nicht mit Sicherheit zu beantworten ist. Ohne einzelne Arbeiten aufzuzählen, möchte ich nur allgemein erwähnen, dass in allen Fällen, wo ein typisches Leptotenstadium bis jetzt beschrieben wurde, die Frage nach der Konstitution des Fadens niemals mit Sicherheit beantwortet worden ist, was von Wichtigkeit und grossem Interesse für das Verständnis des Synapsisstadiums wäre. Ich neige zu der Auffassung, die auch von Winiwarter für die ähnlichen Stadien der Säuge-

[1]) In der Bezeichnung der einzelnen Stadien folge ich der Nomenklatur von Winiwarter (00).

tiere geteilt wird, dass in diesem Stadium der Chromatinfaden seiner Entstehung nach, ein einheitliches Gebilde darstellt.

Die ganze Zelle weist ein kaum merkliches Wachstum auf. Die Kernform wechselt nunmehr zwischen oval und rundlich.

Synapsis-Stadium.

(Tafel VII, Fig. 19—23.)

Auf diesem Stadium nimmt der Chromatinfaden durch schwach ausgesprochene Verkürzung etwas an Dicke zu (Fig. 18), und gleichzeitig beginnt der Knäuel an einem Punkt des Kernes, welcher gewöhnlich exzentrisch gelagert ist, dichter zu werden. Selten sind die Fälle, wo gleichzeitig zwei Verdichtungszentren erscheinen (Fig. 22). Der andere Teil des Kernes lichtet sich mit dem Fortschreiten dieses Prozesses allmählich. Fig. 19, 20 zeigen den Prozess der Verdichtung in seinen Anfangsstadien. Da fällt es gleich ins Auge, dass hie und da freie Enden einzelner, getrennter Fäden vorhanden sind. Diese Fälle sind wahrscheinlich durch Durchschneiden der Fadenschlingen entstanden. Noch einen Schritt weiter in der Zusammenballung des Fadens, und wir kommen zu dem typischen Synapsis-Stadium. Die Fig. 21 und besonders Fig. 23 stellen zwei Stadien dar, auf welchen dieser Prozess seinen höchsten Punkt erreicht hat. In diesem dichten Knäuel ist noch zu erkennen, dass ein wirr verlaufender Faden vorhanden ist, ihn auf seinen einzelnen Windungen zu verfolgen, ist freilich unmöglich. Niemals kommt es zu einer formlosen Zusammenballung des Chromatins, wie dies bei anderen Tieren öfter angegeben worden ist. In diesen Fällen bin ich mit Schreiner (04) geneigt, eine schädigende Wirkung der Reagentien anzunehmen. Von dem Knotenpunkt ragen in dem chromatinfreien und lichten Teil des Kernes einzelne Schlingen vor, welche selten bis zu der Kernperipherie gehen und manchmal einen parallelen Verlauf zeigen. In der Synapsis ist der Faden nicht der ganzen Länge nach gleichmässig dick: er weist einzelne Knotenpunkte, welche durch Verdichtung des Chromatins entstehen, auf, ein Zeichen für das Fortschreiten der schon im leptotenen Stadium begonnenen Kontraktion des Chromatinfadens.

Der grosse, gewöhnlich in Einzahl vorhandene Nucleolus, der durch Zusammenfliessen der früheren zwei bis drei Nucleolen entstanden ist, und der in den Übergangsstadien von der Lepto-

tenie zur Synapsis noch sichtbar war, ist mit dem Eintritt dieses Stadiums nicht mehr zu beobachten, wahrscheinlich wird er durch den zusammengeballten Faden verdeckt, um gleich nach der Synapsis wieder zu erscheinen.

Der Kern hat im Vergleich zum Leptoten-Stadium wenig an Grösse zugenommen; das Plasma bildet immer noch eine dünne Schicht um den Kern herum.

Pachytäne Kerne.

(Taf. IV, Fig. 24—31 a.)

Die weiteren Veränderungen des Chromatins bestehen darin, dass der Chromatinfaden sich immer mehr und mehr verkürzt; Hand in Hand mit dieser Verkürzung findet auch eine merkliche Verdickung des Fadens statt; gleichzeitig schreitet die Zusammenziehung des Chromatins in einzelnen Knötchen weiter fort. Die schon in der dichten Synapsis aufgetretene Tendenz nach einer gleichmässigen Anordnung der Chromatinbröckchen auf dem Faden (Fig. 22, 23) tritt in dem Stadium, wo sich der Synapsisknäuel allmählich aufzulockern beginnt, deutlicher hervor. Fig. 24, die einen Teil von dem Kern eines solchen Stadiums darstellt, veranschaulicht diese Veränderungen. Sie zeigt ausserdem auch andere wichtige Besonderheiten. Man merkt, dass die die Chromatinknötchen verbindenden Stücke von achromatischer Substanz schon wieder deutlich geworden sind und dass eine Neigung zur polaren Anordnung des Fadens verhanden ist. Noch wichtiger in diesem Stadium ist aber der Umstand, dass eine feine Längsspaltung des verdickten Fadens zu bemerken ist, die an manchen Stellen besonders deutlich zu sehen ist. In dieses Stadium fällt die hochbemerkenswerte Erscheinung, dass dort, wo die Längsspaltung deutlich wahrzunehmen ist, die einzelnen Chromatinstückchen der beiden Spalthälften genau gegenüberliegen. Nie habe ich eine Ausnahme davon gefunden, d. i. nie habe ich an den Chromatinknoten von zwei nebeneinanderliegenden Spalthälften eine alternierende Anordnung bemerkt. Das Gesagte ist sehr deutlich an Fig. 25 zu sehen, wo die Verdickung des Fadens und zugleich auch die polare Anordnung weitere Fortschritte gemacht hat. Das Nebeneinanderliegen der Chromatinknötchen ist sehr stark ausgesprochen, so dass der ganze Faden eine regelmässige Rosenkranzform aufweist. Ob in diesem Stadium eine

Abteilung in viele Fäden schon vorhanden ist, oder ob noch ein einheitlicher Faden vorliegt, ist schwer zu sagen. Beim Studium anderer ähnlicher Stadien bekommt man den Eindruck, dass der einheitliche Faden noch erhalten geblieben ist, nur dass er eine beträchtliche Verkürzung und seine Schlinge eine polare Anordnung angenommen haben. Nach einer anderen Deutung sollten in diesem Stadium schon getrennte Fäden sein und die an den letzteren zu beobachtende Längsspaltung Ausdruck einer in Synapsis stattgefundenen Konjugation sein. Nach dieser Annahme würde das genaue Zusammenpassen der einzelnen Chromatinknötchen der nebeneinanderliegenden Fäden unerklärt bleiben, was dagegen leicht verständlich wird, wenn wir diese Knötchen als Hälften von anfänglich einheitlichen und nachträglich gespaltenen Chromatinknoten ansehen. Das geschilderte Stadium bildet den Übergang zu dem typischsten pachytenen Kern (Fig. 26). Das Wichtigste, was gleich am Anfang dieses Stadiums wahrzunehmen ist, ist das Vorhandensein von sieben deutlich abgegrenzten Chromatinfäden, welche die in dem Zwischenstadium (Fig. 25) schon vorhandene polare Anordnung des Fadens beibehalten und dieselbe noch deutlicher hervortreten lassen. Die Zahl 7, welche der halben Chromosomenzahl von Paludina entspricht, habe ich durch Zählungen an vielen diesbezüglichen Stadien feststellen können. Die Verdickung der Fäden ist im Vergleich zu dem früheren Stadium mehr ausgesprochen, gleichzeitig haben auch die knotigen Verdickungen des Chromatins mehr an Grösse zugenommen, und die zwischen ihnen vorhandenen achromatischen Verbindungsbrücken sind deutlicher geworden. Besonders deutlich ist hier die Längsspaltung zu sehen, die von jetzt an mit der grössten Deutlichkeit bis zum folgenden Diplotenstadium zu verfolgen ist. Durch noch weitere Verkürzung der Fäden und durch Zusammenfliessen einzelner Chromatinknötchen kommen wir durch das Stadium Fig. 27 zu dem Stadium Fig. 28, wo ganze, durch Eisenhämatoxylin gleichmässig schwarz gefärbte, dicke Fäden vorhanden sind, die in regelmässigen Abständen Einschnitte aufweisen, und an welchen die achromatischen Verbindungsstellen nicht mehr zu sehen sind. Von jetzt an beginnen Umänderungen, die die allmähliche und gleichmässige Ausbreitung der Fäden in dem ganzen Kerne herbeiführen. Schon in den Fig. 27, 28 ist zu bemerken, dass einzelne Fäden sich mit dem einen Ende von

dem Attraktionspol losgelöst haben und in den freien Raum des Kernes hineinragen. Dieser Prozess schreitet weiter fort, und in der Fig. 28 haben wir ein Stadium, wo die meisten Fäden diese Umlagerung schon durchgemacht haben. Die anderen noch an dem Attraktionspol des Kernes anhaftenden Enden rücken allmählich auseinander, und so kommen wir zu einem Stadium, wie es in den Fig. 30, 31 dargestellt ist, an dem die schon oft beschriebene strahlige Anordnung der Chromatinfäden um den excentrisch gelegenen Nucleolus zu bemerken ist. Das Wichtigste an diesen Stadien, (Fig. 29, 30, 31) ist das Auftreten einer neuen Querteilung bei manchen Chromosomen. In den Figuren 29a, 31a habe ich zwei solche quergeteilte Chromatinfäden, die von den entsprechenden Figuren 29 und 31 entnommen sind, gezeichnet. Da ist gleich zu bemerken, dass der seiner ganzen Länge nach einheitlich schwarz gefärbte Chromatinfaden in der Mitte eine durch Linin überbrückte Unterbrechung aufweist. Genau solche Teilungen in dem gleichen Stadium sind auch von Schreiner in der Spermatogenese von Myxine beschrieben worden. Dass wir es hier nicht mit einer zufälligen Erscheinung zu tun haben, beweisen die immer gleichmässig von Chromatin bedeckten Fäden und das stete Vorhandensein von nur einer achromatischen Verbindungsbrücke innerhalb eines Chromosoms; nie habe ich zwei Querteilungen an ein und demselben Faden beobachtet, was ja manchmal eintreten müsste, wenn der Vorgang nur eine zufällige Erscheinung wäre. Durch diese vorübergehende Querteilung und die immer deutlich vorhandene Längsteilung haben wir eine typische Tetradenbildung vor uns; durch diesen Prozess bekommen wir einen Anhaltspunkt für die Beurteilung der erst viel später, vor der ersten Reifungsteilung auftretenden Tetraden. Darum möchte ich hier diesen Bildungsprozess besonders betonen.

Erwähnen möchte ich noch die öfters zu beobachtenden degenerierenden Ovocyten besonders im Stadium Fig. 26—29.

Diplotene Kerne.

(Taf. V, Fig. 32—38.)

Die beschriebene Querteilung ist vorübergehender Natur, denn kurze Zeit nachher verwischt sich alles wieder, der Längsspalt wird breiter, die Fäden verdünnen sich und beginnen von

neuem sich der Länge nach auszuziehen. Die Figuren 32, 33 stellen zwei solche Stadien dar: es ist nur ein Teil des Kernes im Schnitt enthalten gewesen. In Figur 32 ist der Längsspalt schon um ein beträchtliches breiter geworden. Er ist sowohl in den seitlich gesehenen, wie auch an den quer durchschnittenen Fäden deutlich zu unterscheiden. An den letzteren konnte ich mich mit den stärksten Vergrösserungen über das Vorhandensein von einem anderen, senkrecht zu dem ersteren sich ziehenden Längsspalt, wie er von manchen Beobachtern (Schneider [04], Strassburger etc.) für andere Objekte beschrieben worden ist, nicht überzeugen. Noch breiter erscheint der Längsspalt in dem Stadium, das in Figur 33 wiedergegeben, wo zwar bei einem Teil der Fäden noch die parallel verlaufenden Hälften dicht nebeneinander stehen, bei einem anderen Teil dagegen die beiden Hälften weit auseinander gerissen sind und sich umeinander schlingen. Das Gleiche zeigt auch Figur 34, welche einen ovalen, senkrecht in seiner Breitachse durchschnittenen Kern darstellt. Sehr weit fortgeschritten und am schönsten ist aber dieser Prozess in Figur 35 zu sehen, welche zugleich die für den pachytenen Kern typische radiäre Anordnung der Fäden um den Nucleolus herum zeigt. Man sieht gleich, dass je zwei von den sich umeinander schlingenden Fäden noch vor kurzem einen einheitlichen Faden bildeten. Die so entstandenen Fäden sind dünner und länger.

Dictyene Kerne.

(Taf. V, Fig. 39—48, Taf. VI, Fig. 49—54.)

Die Verlängerung schreitet weiter fort, und gleichzeitig damit beginnt das Chromatin sich regelmässig auf die Fäden zu verbreiten (Fig. 36, 37, Taf. V, die nur einen kleinen Kernteil durchgeschnitten zeigen). Noch weiter verwischt sich allmählich die strahlige Anordnung um den Nucleolus, die Fäden behalten aber eine zeitlang ihren parallelen Verlauf, indem sie sich in verschiedener Weise verschlingen, unter Bildung achter — oder noch mehr komplizierter Figuren (Fig. 37, 36, Taf. V). Wir kommen so zu dem Stadium (Fig. 38), in dem die einzelnen Fäden so stark verlängert und ineinander verwickelt sind, dass ihre Zahl, wie es auch bis zur Pachytenie der Fall war, wieder ganz unbestimmbar ist. In diesem Stadium kann man nur selten noch von einzelnen Fäden reden und das umso weniger, weil

das Chromatin die Tendenz zeigt, sich auf dem übrigen Kerngerüst zu verbreiten, ein Prozess, der sich an den stachelförmigen Fortsätzen, die von den Seiten der Fäden auslaufen, erkennen lässt (Fig. 36 und 38). Allmählich schwinden auch die letzten Spuren von parallelem Verlauf, und wir bekommen Bilder, wie die, welche in Figur 39 und 40 wiedergegeben sind, die wieder ein unentwirrbares Knäuelstadium darstellen, in dem das Chromatin das Gerüstwerk des Kernes gleichmässig überdeckt (Fig. 39). Gleich darauf beginnt das Chromatin sich in Klümpchen anzusammeln, zwischen denen der entblösste Lininfaden durchschimmert (Fig. 40). Dies ist ein Stadium, das mit den Vorstadien der leptotenen Kerne Ähnlichkeit hat, wo das Chromatin ebenfalls in kleinen Klümpchen über das achromatische Netzwerk verteilt war. Noch weiter vereinigen sich die kleineren Klümpchen zu grösseren, ein beträchtlicher Teil von dem achromatischen Gerüst wird seines Chromatins beraubt, und das Kernnetz tritt wieder deutlich hervor (Fig. 44—54). Zwischen dem Beginn dieses Prozesses und seinem Endresultat, wo das ganze Chromatin zu einem unregelmässigen, zackigen Klümpchen sich angehäuft hat, sind alle möglichen Übergangsstadien zu bemerken, wie ein Blick auf Figur 42—54 in überzeugendster Weise zeigt.

Bisher war das Wachstum sowohl des Kernes, wie auch des Plasmas nur ein beschränktes und das besonders ausgesprochen bis zum Diplotenstadium, wo das Plasma immer nur als eine dünne Schicht den langsam an Grösse zunehmenden Kern umgab. Mit der beginnenden Auflösung des diplotenen Kerns (Fig. 39 und 40) beginnt dagegen allmählich ein stärkeres Wachstum der ganzen Eizelle. (Zweite Eientwicklungsphase.) Von diesem Stadium an sind die Chromatinveränderungen im Kern nicht von so tiefgehenden Umwandlungen begleitet, wie es in den vorhergehenden der Fall war. Das Hauptgewicht fällt in die Veränderungen, die sich im Plasma abspielen. In diese Phase fallen auch die interessanten Veränderungen, die die Nucleolen durchlaufen, Veränderungen, die nicht nur in einer blossen Wachstums- und Zahlenzunahme bestehen, sondern auch durch das Auftreten von neuen Nucleolusarten gekennzeichnet sind.

Hier auch möchte ich bemerken, dass am Anfang des Dictyestadiums (Fig. 40—44) die Zahl der degenerierenden Eier beträchtlich zunimmt.

Ausbildung der Chromosomen. — Richtungskörper.

(Tafel VI.)

Um mit der Schilderung der Veränderungen des Chromatins bis zu der Bildung des ersten Richtungskörpers abzuschliessen, habe ich nur noch wenig beizufügen, weil die jetzt folgenden Stadien sehr schwer zu finden sind. — Gleich nach dem Stadium in Fig. 54 beginnt eine Auflockerung und Auflösung des grossen Chromatinklumpens in kleinere, die sich allmählich über das Kerngerüst ausbreiten, ohne dass es aber zur Bildung eines gleichmässigen Fadens käme (Fig. 55). In äusserst seltenen Fällen ist zu beobachten, dass die Chromatinbröckchen sich in Reihen anzuordnen beginnen, zu je zwei kurzen, unregelmässig geformten, bröckeligen, stäbchenartigen Gebilden. In diesem Stadium löst sich das Ei von der Wand ab, um wahrscheinlich im Ovariallumen die weitere Ausbildung der Chromosomen zu vollenden, und gleich in die Bildung der ersten Richtungsspindel überzugehen. Trotz den vielen Präparaten ist es mir leider nicht geglückt, alle Prozesse, die sich bis zu der Ausbildung der Chromosomen abspielen, Schritt für Schritt zu verfolgen und die Beteiligung der Nucleolen dabei festzustellen[1]). In allen vier

[1]) Um sich eine richtige Vorstellung darüber machen zu können, wie selten diese Stadien sind, möchte ich nur einige Zahlen anführen. In 700 Objektträgern, voll mit Schnitten durch Oviduct und Ovar, konnte ich nur vier Eier in dem Stadium der ersten Richtungsspindel finden. Aus dem Ovidukt konnte ich nur ein Ei bekommen und drei andere Eier an der Mündungsstelle des Oviducts in das Receptaculum. Und alles das in einer Periode, in welcher die Geschlechtstätigkeit der Tiere am stärksten war! Alles spricht dafür, dass die Reifungsprozesse sich sehr rasch abspielen und zweitens, dass die Zahl der zur Reifung gelangenden Eier ausserordentlich gering ist, was auch aus der Zahl der jungen Embryonen, die sich im Uterus von Paludina von Frühling bis Ende Herbst vorfinden, zu schliessen ist. (Siehe den Anhang der Arbeit.) — Die Ursache dieser Seltenheit der späteren Stadien liegt in der grossen Zahl der Eier, welche in diesen Perioden degenerieren. Bis dahin sind die Eier immer an der Ovarialwand befestigt und haben ganz normales Aussehen. Sie haben die Dotterbildung und das Wachstum ganz normal durchgemacht. Die Degenerationserscheinungen fallen hauptsächlich in die Zeit, wo die Eier sich von der Ovarialwand ablösen und in das Ovariallumen zu liegen kommen. Das Plasma verliert allmählich sein normales Aussehen, erscheint stark mit Wasser imbibiert und schliesslich zerfällt es zu einer breiähnlichen Masse, die sich im Lumen des Ovariums ansammelt. Die Kerne leisten grösseren Widerstand beim Zerfallen. Man findet sie noch gut erhalten, mit einer Kernmembran umgeben und mit normal aussehendem

von mir beobachteten Richtungsspindeln fand ich die Chromosomen ganz ausgebildet an der Äquatorialplatte liegen. Die Spindeln sind sehr gross und ziehen sich durch das ganze Ei hin (Fig. 56). Solch grosse Richtungsspindeln sind bei den Eiern von Polystomum (Goldschmidt [02]), von Limax (Obst [99]) und anderen Mollusken beschrieben worden. Die beiden stark entwickelten Pohlstrahlungen reichen bis zu der Zellperipherie. An der abgebildeten Spindel waren mit der Delafieldschen Hämatoxylin-Färbung keine Centrosomen zu bemerken. Die Centrosomen konnte ich auch durch die Eisenhämatoxylin-Nachfärbung nicht nachweisen. trotzdem dass in demselben Präparat sich befindende Ovogonienteilungsspindeln sehr schön ausgebildete, körnchenartige Centrosomen besassen (Fig. 9, Taf. IV). In dieser Spindel (Fig. 56), wie in den anderen Richtungsspindeln ist nur eine dunkler gefärbte Sphäre zu sehen, an der die Polstrahlungen anstossen. In einem Ei war die Spindelfigur beträchtlich verkürzt und die Äquatorialplatte mehr an die Kernperipherie gerückt. Gleich nach diesem Stadium muss die Ausstossung des ersten Richtungskörpers erfolgen; — beobachten konnte ich den Vorgang nicht. (Zwei Mal habe ich im Uterus Eier mit zwei ausgebildeten Richtungskörpern bekommen — die Kerne der Eier waren aber schon ins Ruhestadium eingetreten.)

Die Richtungskörperbildung — hier ist die Rede immer für die erste Richtungsspindel, die zweite Richtungsspindel konnte ich nicht bekommen, — kann sowohl im Lumen des Oviductes (Fig. 56), wie auch im Uterus vor sich gehen. Die Zeit der Bildung ist Schwankungen unterworfen, die wahrscheinlich von dem Entwicklungsgrad, in dem sich das Ei von der Ovarialwand ablöst, in Zusammenhang stehen. Z. B. neben den Eiern, die schon im Ovar die Richtungsspindel ausgebildet zeigten, habe ich das einzige vom Oviduct bekommene Ei mit Ruhekern gefunden. In

Chromatin und Liningerüst in dem umgebenden Plasma liegen (Textfig. 1). Der Zerfall der Kerne wird durch die schwächere Färbbarkeit des Chromatins und der Auflösung der Kernmembran eingeleitet. Im Lumen des Ovars findet man auch Eier in noch jungen Entwicklungsstadien, die von der Degeneration befallen sind. Es ist auffallend, dass die Degenerationswellen in nur bestimmten Stadien des Eiwachstums auftreten, erstens nach dem Stadium mit gelappten Kernen, zweitens nach dem Synapsis- und Diplotenstadium, drittens (und hauptsächlich) im Stadium vor der Richtungskörperbildung. Alle diese degenerierenden Eier sind von den normalen sehr leicht zu unterscheiden.

genau demselben Stadium (mit Ruhekern) waren auch die drei im Receptaculum gefundenen Eier. Ein Ei aus dem Uterus (Fig. 57) war im Stadium, wo die sieben Chromosomen schon ausgebildet, die Spindel aber noch nicht angelegt war. Ähnliche Schwankungen sind auch beim Eindringen des Spermatozoons zu bemerken, — es kann sowohl vor, wie auch nach der Richtungskörperbildung eintreten.

Nach den drei Ovarialeiern zu urteilen, ist man geneigt, die Form der Chromosomen nach dem heterohomeotypischen Schema Grégoires zu deuten. (Näheres in Kapitel VI.) Die Sache klärt sich aber gleich auf, wenn man die Form der Chromosomen von einem Ovarialei (Fig. 59) und von dem in Fig. 57 abgebildeten Uterusei (Totalpräparat — Fixierung Pikrinessigs., Färbung mit Borax-Carmin und Hämatoxylin nach Delafield) betrachtet. Da sind alle sieben Chromosomen typische Tetraden. Die Einwendungen und die kritische Beurteilung, die Grégoire (05) gegen die Tetradenchromosomen bei vielen Objekten geltend gemacht hat[1]), kennend, habe ich mit grösster Sorgfalt die mir zur Verfügung stehenden Bilder studiert: es hat sich gezeigt, dass hier in Wirklichkeit echte Tetraden verhanden sind, wie es aus den genau wiedergegebenen Abbildungen in Fig. 58 deutlich hervorgeht. Jede Tetrade ist, von je zwei Paaren bogenförmig gekrümmten, mit den konvexen Seiten aneinanderstossenden Stäbchen gebildet, die hintereinander gelegen, mit einer deutlichen achromatischen Brücke verbunden sind. Von dieser Tetradenstruktur ausgehend, ist die Längsteilung und die darauf folgende Querteilung der Chromatinbänder, wie ich sie nach der Synapsis eingehend beschrieben habe, besser verständlich. Da haben wir auch ganz ausgebildete Tetraden gehabt, die dieselbe Beschaffenheit, wie die hier geschilderten, aufwiesen. An Fig. 57 sind die verschiedenen Chromosomen von verschiedener Seite dargestellt, sie erscheinen dadurch ungleich gross.

Die erste Teilung der Tetraden ist eine Längsteilung: die Tetraden sind parallel mit der Längsachse am Äquator eingestellt. Für die zweite Reifungsteilung kann ich nur die Vermutung aussprechen, dass sie durch die achromatische Verbindungsbrücke

[1]) Durch das Anhäufen des Chromatins, hauptsächlich an den Enden von zwei nebeneinander liegenden Chromatinstäbchen, wird nach Grégoire häufig eine Tetradenfigur vorgetäuscht.

vor sich geht. Diese Annahme halte ich, nach den bis jetzt bekannten Fällen bei anderen Tieren, für die wahrscheinlichste. Bevor ich dieses Kapitel abschliesse, möchte ich noch erwähnen, dass neben der ausgebildeten Richtungsspindel immer ein nucleolusartiges Gebilde im Plasma liegen bleibt, — ein Befund, welcher in dem Kapitel über die Nucleolusfrage eingehender besprochen werden soll.

IV. Nucleolen.

(Tafel VII.)

In ihrer Entwicklung stehen die Nucleolen in engem Zusammenhang mit den sich im Kern abspielenden Prozessen. Übersichtlichkeit halber betrachte ich sie aber in einem besonderen Kapitel. Für das Studium der Nucleolen haben sich am besten die zweifache Flemmingsche Färbung (Safranin-Gentianaviolett) und die Färbung mit Borax-Carmin — Berlinerblau bewährt, ferner die Borax-Carmin — Bleu de Lyon-Färbung, die Färbung mit Hämatoxylin nach Delafield — Eosin, das reine Borax-Carmin, die reine Gentianaviolett-Färbung, die Färbung mit Jodgrünfuchsin usw.

Zuerst werde ich die Resultate, welche ich mit diesen Färbemethoden erzielt habe, besprechen und erst am Schluss deren einheitliche Auffassung versuchen.

Bei Anwendung der Doppeltinktionsmethode ist zu bemerken, dass die Nucleolen der ersten Entwicklungsphase (vom Ovogonienstadium bis zum Stadium des dictyenen Kerns, Fig. 62—67) ganz anderes Tinktionsvermögen als das Chromatin aufweisen. So wird bei der Safranin-Gentianaviolett-Färbung (nach Flemming) das Kernchromatin rot, die Nucleolen dagegen schön tiefblau gefärbt. Letztere Farbe weisen auch kleine im Kern verstreute Körnchen auf. Durch Zusammenfliessen derselben werden kleine neue kugelige Nucleolen gebildet. Dieser letzte Prozess ist besonders gut an Präparaten, welche nur mit Gentianaviolett gefärbt sind, zu sehen, an denen auch die kleinsten Nucleoluspartikelchen tiefblau gefärbt sind und dadurch stark von dem blassblau gefärbten Chromatin hervorgehoben werden. Das Zusammenfliessen der kleinsten tiefblauen Körnchen in Nucleolen ist dabei sehr leicht zu verfolgen. Die entstandenen kleinen Nucleoli fliessen dann allmählich mit der fortschreitenden Entwicklung des Eies in nur

ein bis zwei grössere Nucleoli zusammen, sodass im Stadium des pachytenen und diplotenen Kerns nur noch ein grösserer Nucleolus vorhanden ist. Sobald aber das Ei im Stadium des dictyenen Kerns eintritt, d. i. in dem Stadium, in welchem die Zusammenballung des Chromatins beginnt und das Ei in die eigentliche Wachstumsperiode eintritt, tritt auf einmal eine starke Vermehrung der blau gefärbten Nucleolen ein. Daher sind auch Eizellen mit zwei bis drei grossen blauen Nucleoli sehr oft zu sehen.

Mit Beginn des Stadiums des dictyenen Kerns entstehen aber auch Nucleolen, welche ein ganz anderes Färbungsvermögen wie die bisherigen aufweisen. Sie färben sich nämlich rot wie das Chromatin selbst und liegen von Anfang ganz dicht an den Chromatinklümpchen (Fig. 68, 69, 70) an. Diese Nucleolen zweiter Art entstehen durch Zusammenfliessen kleiner chromatischer Körperchen. Dieser Prozess nimmt mit der fortschreitenden Zusammenballung des Chromatins an Intensität zu, sodass schliesslich zwei, drei, ja sogar viel mehr chromatische Nucleolen entstehen können. Nachdem die beiden Nucleoliarten ausgebildet sind, treten zwei verschieden gefärbte Nucleoli zusammen und bilden so die für die Mollusken und viele andere Tiere charakteristischen Doppelnucleoli (Fig. 72, 73, 74). Die Fälle, wo zwei rot gefärbte Nucleoli an einen blau gefärbten sich anlegen, sind ziemlich selten. Die ausgebildeten Doppelnucleoli können weiter an Grösse zunehmen, indem sowohl der chromatische, wie auch der achromatische Nucleolus durch Aufnahme geeigneten Materials wächst. In einer Zelle ist gewöhnlich ein Doppelnucleolus zu finden: nicht sehr oft sind die Fälle, wo zwei, manchmal sogar drei solche vorhanden sind. Es ist dabei nicht ausgeschlossen, dass neben Doppelnucleoli auch einfache Nucleoli und zwar chromatinhaltige und chromatinfreie vorhanden sind, — diese Fälle sind sogar sehr oft.

Die Entstehung der ersten Art Nucleoli und das Auftreten der chromatischen, die Vermehrung der beiden und die Ausbildung der Doppelnucleoli ist genau so gut auch mit den anderen Doppeltinktionsmethoden zu verfolgen. So mit der Borax-Carmin — Bleu de Lyon Färbung sind in der ersten Eientwicklungsphase nur rot-bläulich gefärbte Nucleoli nachzuweisen. Sobald aber das Ei in die Wachstumsphase eingetreten ist, tritt auch die reichliche Ausbildung der zweiten Nucleolusart, — der chroma-

tischen Nucleoli — auf, welche sich ganz blau wie das Chromatin selbst färben. Besonders deutlich treten aber diese Verhältnisse mit der Borax-Carmin-Berlinerblau Methode hervor. Hier auch ist mit dem Beginn der zweiten Phase das Entstehen von Nucleolen zu beobachten, welche hellblau wie das Chromatin selbst gefärbt sind und sich von den rot-bläulich gefärbten Nucleolen der ersten Phase scharf hervorheben. Sehr instruktive Bilder gibt auch die Hämatoxylin-Eosin Färbung: in der ganzen ersten Phase sind nur blass-rötlich gefärbte Nucleoli vorhanden. Mit Beginn der zweiten Phase bilden sich aber auch ganz blau, wie das Chromatin selbst gefärbte Nucleoli. In allen diesen Fällen ist die Entstehung der Doppelnucleoli durch Zusammenlegen von je einem Nucleolus der beiden Arten — sehr leicht zu verfolgen.

Interessant und in mancher Beziehung sogar instruktiver sind die Bilder, die mit den gewöhnlichen einfachen Färbungsmethoden zu bekommen sind. Das einfache Gentianaviolett färbt z. B. nur die Nucleolen der ersten Eientwicklungsphase und das in einer tiefblauen Farbe. Die Nucleolen der zweiten Art dagegen bleiben so blass-blau gefärbt wie das Chromatin selbst. Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt auch die Jodgrünfuchsin-Färbung, d. i. die Nucleolen der zweiten Art stimmen in ihrem Farbenton mit dem Chromatin überein und unterscheiden sich dadurch von den Nucleolen der ersten Eiwachstumsphase, — die blass gefärbt bleiben. Mit der Borax-Carmin-Färbung sind auch dieselben Verhältnisse nachzuweisen. Nämlich während der ganzen Dauer der ersten Eientwicklungsphase sind nur blassrot gefärbte Nucleolen vorhanden; mit Beginn der zweiten Phase aber treten auch solche auf, die tiefrot wie das Chromatin selbst gefärbt sind. Die nachträglich entstehenden Doppelnucleoli zeigen daher eine blasse grössere und eine dunkle kleinere Hälfte, die der zweiten Nucleolusart entspricht.

Die feinere Struktur der Doppelnucleoli ist mit allen bisher besprochenen Färbungsmethoden von Anfang an schwer zu verfolgen; sie sehen gewöhnlich ganz kompakt aus. Erst in den späteren Stadien der Entwicklung tritt eine deutliche Vakuolisierung der kleineren Hälfte des Doppelnucleolus auf. Die Vacuolen sind manchmal in beschränkter Zahl, doch vermehren sie sich öfters sehr stark (Fig. 74), um durch Zusammenfliessen grössere

Vakuolen zu bilden (Fig. 78; in Fig. 78a ist derselbe Nucleolus wie in Fig. 78, nur stärker vergrössert dargestellt). Selten, und das nur an den mit Borax-Carmin-Berlinerblau gefärbten Präparaten, konnte ich eine undeutliche, fein vakuolisierte Struktur an der grösseren Hälfte des Doppelnucleolus wahrnehmen.

Die Entwicklung der Nucleolen im Zusammenhang mit den Chromatinveränderungen im Kern und die verschiedenen Tinktionsvermögen betrachtend, habe ich mir folgende Auffassung über sie bei Paludina gebildet. Die noch in den Ovogonien auftretenden und different von dem Chromatin sich färbenden Nucleoli sind mit den echten oder Plastinnucleoli (Hertwig [98], Carnoy [97—03], Hartmann [02] etc.) zu vergleichen. Mit diesem Namen haben die genannten Forscher, besonders aber Hertwig, Nucleolen bezeichnet, die aus blosser Grundsubstanz — Plastin — bestehen. Das letztere dient gewöhnlich als Unterlage des Chromatins, unter gewissen Umständen aber, wie z. B. bei der Ausbildung der chromatischen Figuren, wird ein Teil des Plastins frei, und in Nucleolen — Plastinnucleolen — zusammengeballt.[1]) Die in denselben aufgespeicherte Plastinsubstanz findet bei einer neuen Differenzierung des Chromatins in Chromosomen wieder Verwendung. Dieser letzte Fall ist auch bei der Ovogonienteilung von Paludina zu beobachten. Mit der fortschreitenden Ausbildung der Chromosomen ist bei derselben zu bemerken, dass ein Nucleolus nach dem anderen schwindet; zuletzt bemerkt man manchmal noch einen kleinen Rest von nicht ganz verbrauchtem Nucleolus (Fig. 7, Taf. IV) der an einem Chromosom hängt. Dieser Prozess erinnert lebhaft an denjenigen, welchen R. Hertwig (98) bei der Chromosomenausbildung von Actinosphaerium beobachtet hat. An diesem Heliozoon konnte er in einer lückenlosen Reihe das allmähliche Schwinden der Plastinnucleoli und deren Verbrauch als Kittsubstanz bei der Ausbildung der Chromosomen verfolgen.

Für die Anschauung, dass die Nucleolen, welche in der ersten Phase von der Eientwicklung bei Paludina auftreten, Plastinnucleoli sind, spricht in hohem Maße ferner das Zusammenfallen des starken Wachstums der Plastinnucleoli auf dem betreffenden Stadium der beginnenden Zusammenballung des Chro-

[1]) Die chromatischen Nucleoli entstehen, indem Chromatin in den Plastinnucleoli aufgelagert wird.

matins, und während derselben, zu einem einheitlichen Klumpen. In Folge dieses Prozesses bleibt ein Teil von der Plastinunterlage des Chromatins übrig. Dieser Teil ballt sich dann allmählich zusammen und bildet die Plastinnucleoli.

Gleichzeitig mit der beginnenden Zusammenziehung des Chromatins, bildet sich auch die andere Nucleolusart. Der Moment der Entstehung, die Färbung und die Ausbildung dieser Nucleolen dicht an dem zusammengeballten Chromatin zeigt unzweifelhaft, dass sie reine Chromatinnucleoli sind. — Folglich werden die nachträglich entstehenden Doppelnucleoli aus einer Plastin — und einer Chromatinhälfte bestehen. Diese Auffassungsweise stimmt mit derjenigen Hertwigs (98) und Hartmanns (02) über die Natur der Doppelnucleoli überein, d. i. dass der Doppelnucleolus ursprünglich einen chromatischen Nucleolus darstellt, in welchem das Chromatin sich nur an einer Stelle zusammengezogen hat und dadurch ein Teil von der Plastinunterlage entblösst geblieben ist. Die beiden so entstandenen differenten Hälften weisen infolgedessen auch eine differente Färbung auf. Ein Unterschied in dem Fall von Paludina ist nur darin gegeben, dass der Doppelnucleolus hier nicht aus einem einheitlichen Nucleolus entsteht, sondern aus zwei nachträglich sich vereinigenden Nucleoli, — eine Entstehungsweise, welche auch von Obst (99) an Limax und Unio beobachtet worden ist. Es ist leicht möglich, dass genau solche Prozesse sich auch in den Echinodermeneiern abspielen, da ja in seinen Untersuchungen Hartmann diese früheren Stadien nicht beobachten konnte.

Zur Unterstützung der oben vertretenen Auffassung über die Natur der Doppelnucleoli dient ferner die folgende Beobachtung. In den mit Gentianaviolett gefärbten Präparaten sind manchmal die beiden Hälften des Doppelnucleolus ganz blau gefärbt, d. h. die beiden Hälften weisen die Eigenschaften der Plastinnucleoli auf. Bei allen diesen Fällen ist auffallend, dass das in den früheren Stadien zusammengeballte Kernchromatin wieder in dem Keimbläschen sich zu verstreuen begonnen hat (Fig. 54, Taf. VI). Ich erkläre mir diese Befunde folgendermaßen: Das in dem chromatischen Teil des Doppelnucleolus aufgespeicherte Chromatin ist beim Eintreten des Stadiums in welchem die Verstreuung des zusammengeballten Kernchromatins beginnt, aus der chromatischen Hälfte des Doppelnucleolus allmählich ausgewandert

und dadurch ist die Plastinunterlage frei von Chromatin geblieben. Von der ursprünglich chromatischen Hälfte des Doppelnucleolus bildet sich somit ein reiner Plastinteil. Dieser Umwandlungsprozess ist in den Fig. 77—75 veranschaulicht, in denen mit der fortschreitenden Auswanderung des Chromatins allmählich auch die tiefblaue Färbung des Plastins auftritt.

Solche Beobachtungen, dass die beiden Teile der Doppelnucleoli statt different. manchmal sich einheitlich und zwar in der Farbe der grösseren Hälfte (welche nach meinen Beobachtungen dem Plastinnucleolus entspricht) färben, sind oft auch an anderen Objekten gemacht worden, — von Obst (99) an Limax usw. ohne aber nach dieser Weise gedeutet zu werden. So z. B. in den Fällen wo eine Doppeltinktionsmethode zur Anwendung gekommen ist suchte man dieses abweichende Färbungsverhalten durch den verschiedenen Ausziehungsgrad der Farbe zu erklären. Damit der gleiche Erklärungsversuch nicht auch in dem beschriebenen Fall von Paludina Verwendung finden konnte, habe ich ausschliesslich solche Fälle besprochen wo nur eine Farbe zur Anwendung kam; — da ist diese Deutungsmöglichkeit ausgeschlossen.

Das Verhalten der Nucleoli bei der Ausbildung der Richtungsspindelchromosomen konnte ich nicht beobachten. Im Stadium der ausgebildeten Spindel fand ich aber immer einen Nucleolus im Plasma liegen. Solche Bilder und in gleichem Stadium haben auch Obst bei Limax und Wheeler (95) bei Myzostoma verzeichnet. Mit Eisenhämatoxylin färbt sich dieser Nucleolus schwarz, mit Hämatoxylin (Delafield) — blau, mit Borax-Carmin — Hämatoxylin nach Delafield — schwach rötlich blau, d. h. er zeigt die Eigenschaften eines Plastinnucleolus. In diesem Fall würden daher die Verhältnisse bei Paludina mit den Befunden Hartmanns an den Echinodermeneiern zu vergleichen sein. Bei seinem eingehenden Studium über das Schicksal des Doppelnucleolus bei der Ausbildung der Richtungsspindel der Seeigeleier, hat Hartmann nämlich dasselbe Gebilde im Plasma gefunden und dessen Entstehung aus dem ursprünglichen chromatischen Nucleolus (wie er in dem Keimbläschen dieser Tiergruppe vorhanden ist) verfolgen können, d. i. dass das Chromatin mit einem Teil von Plastin allmählich aus dem chromatischen Nucleolus auswandert um zur Ausbildung der Chromosomen der ersten Rich-

tungsspindel verbraucht zu werden. Das übrige Plastin bleibt dann im Plasma neben der ausgebildeten Richtungsspindel, als Plastinnucleolus liegen. Der letztere, wie das der Fall auch bei Paludina ist wird allmählich aufgelöst. Ich begnüge mich hier auf diese Ähnlichkeit der Befunde hinzuweisen, ohne ihre Bedeutung weiter zu besprechen.

Zum Schluss möchte ich noch auf einige Bilder aufmerksam machen, von denen ich auf die Fig. 79—82, welche von einem mit Hämatoxylin — Eosin gefärbten Präparat entnommen sind, eine vollständige Serie gegeben habe. Man bemerkt in manchen Eiern, dass der Doppelnucleolus sich der Länge nach auszieht (Fig. 78 und 54), um schliesslich an der Kernmembran anzustossen. An der Berührungsstelle wird die Kernmembran aufgelöst (Fig. 80), durch welche Öffnung eine Herauspressung der Nucleolarsubstanz in das Plasma stattfindet. Für diese Deutung sprechen die Bilder 81 und 82, welche in anderen Eiern zwei weitere Stadien dieses Prozesses zeigen. Man sieht, dass die Nucleolarsubstanz allmählich schwindet. Im Plasma selbst konnte ich von ihr nichts bemerken. Wahrscheinlich wird sie bald verändert oder sehr rasch aufgelöst. Bei der grossen Zahl der Nucleolen im Paludina-Ei, ist die gegebene Deutung der Bilder — d. i. dass ein Teil der Nucleolen ins Plasma ausgestossen wird, — Bilder die nicht selten zu finden sind, die einzig annehmbare, zumal solche Fälle auch bei anderen Tieren beobachtet und beschrieben worden sind (Schreiner [04] Myxine).

Dieser Befund spricht durchaus nicht gegen die hier vertretene Auffassung der Nucleolen. Eine Auflösung von einem Teil der Plastinsubstanz findet immer bei der Bildung der ersten Richtungsspindel statt (Hartmann, Obst). Bei der grossen Zahl der Plastinnucleoli bei Paludina ist eine Ausstossung derselben ins Plasma, noch vor dem Richtungsspindelstadium, — nicht unbegreiflich.

V. Veränderungen im Plasma: Chromidien, Dotterbildung.

Angesichts der Aktualität der Frage nach den funktionellen Veränderungen im Plasma und den damit eng verbundenen wichtigen theoretischen Anschauungen über Zellstruktur und

Zellphysiologie, habe ich diesen noch wenig aufgeklärten Fragen meine Aufmerksamkeit gewidmet. Das war auch der Grund, dass ich mich entschlossen habe, auch andere Vergleichsobjekte in die Untersuchung heranzuziehen um eine möglichst genaue und vollkommene Vorstellung über die hier sich anknüpfenden Problemen zu bekommen. So habe ich ausser den weiblichen Geschlechtszellen von Paludina, noch die männlichen Geschlechtszellen, sowie die weiblichen und männlichen Geschlechtsprodukte und Ganglienzellen von Helix untersucht. Die durch Beobachtung gewonnenen Tatsachen, lasse ich in diesem Kapitel folgen. Die theoretische Auffassung und Bedeutung derselben wird in dem allgemeinen Teil der Arbeit besprochen.

1. Eier von Paludina.

Taf. IV—VI.

Bevor ich mit der Beschreibung der Plasmaveränderungen beginne, will ich einige allgemein gültige Bemerkungen vorausschicken. — Alle Präparate an welchen ich die Chromidien[1]) und die Deutoplasmabildung untersucht habe, waren mit Petrunkewitsch's Gemisch oder mit reinem Sublimat fixiert und mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Die in den Abbildungen wiedergegebenen Stadien sind nicht immer auch die typischsten für die Chromidien. In manchen Zellen sind die Chromidien weit zahlreicher und schöner entwickelt. Bei der Auswahl der Bilder musste ich aber, um nicht die Abbildungen weiter zu vermehren, auch die für mich wichtigen Verhältnisse im Kern berücksichtigen, ein Umstand, welcher mir die freie und die passende Auswahl der Bilder für die Chromidienentwicklung beschränkte. Von einer Kombinierung verschiedener

[1]) Wie bekannt, wurde der Begriff der Chromidien durch R. Hertwig (1899) in die Wissenschaft eingeführt. Mit diesem Namen hat er chromatisch sich färbende Teile im Protoplasma der Protozoen bezeichnet, die aus dem Kern stammen. Später (1904) hat R. Goldschmidt dem Begriff der Chromidien eine breitere Auffassung gegeben. Durch eigene Beobachtungen und durch zusammenfassende Erörterungen hat er versucht, die Identität der Protozoenchromidien, mit den chromatisch färbbaren Gebilden im Plasma stark funktionierender Gewebszellen der Matozoen, wie auch mit den bei den letzteren wiederholt unter dem Namen Mitochondria, Pseudochromosomen, Archoplasma, Nebenkern etc. bezeichneten Gebilde nachzuweisen, — eine Betrachtungsweise der ich mich vollkommen anschliesse.

Bilder habe ich abgesehen. Darum werde ich bei der Besprechung auch Verhältnisse berücksichtigen, die zwar in den Abbildungen nicht wiedergegeben, aber in den Präparaten reichlich vorhanden sind.

Die Veränderungen im Plasma sind in zwei Phasen einzuteilen, die mit den zwei, schon früher besprochenen Phasen des Eiwachstums eng zusammenfallen. Die eine Phase, in welcher als Plasmaeinschlüsse hauptsächlich fast nur die Chromidien zu bemerken sind, reicht bis zum Dictyé Stadium, von welchem Stadium an die ausserordentlich reiche Entwicklung der Chromidien beginnt, und gleichzeitig damit auch die Prozesse, die zu der Bildung der Fetttropfen und des Deutoplasmas führen.

a) Erste Phase: Veränderungen im Plasma vor der Dotterbildung.

Die ersten Veränderungen treten gleich nach der begonnenen Differenzierung der Ovogonien auf. In dem gleichmässig feinwabig strukturierten Plasma, bemerkt man das Auftreten von kleinen, schwarz gefärbten Körnchen und Stäbchen, die in unmittelbarer Nähe von der Kernmembran sich befinden, ja gewöhnlich sogar sich ganz dicht an dieselbe anschmiegen (Fig. 13, 18, 21, Taf. IV). Das sind die Chromidien (bei der Beschreibung werde ich überall diese Gebilde mit dem Namen Chromidien bezeichnen: — die Gründe dafür werde ich in dem allgemeinen Teil erörtern), welche genau so tiefschwarze Färbung aufweisen, wie das Chromatin des Kernes selbst. In noch früheren Stadien — in den Ovogonien, — konnte ich die Chromidien nicht konstatieren, was mit der dichten Nebeneinanderlagerung der Zellen und die dadurch erschwerte Beobachtung in Zusammenhang zu bringen ist. In den folgenden Stadien nehmen allmählich die Chromidien an Quantität zu (Fig. 27, 28, Taf. IV) um in dem Schlussstadium dieser Periode eine ziemlich beträchtliche Menge zu erreichen. Gleichzeitig damit wird auch die Stäbchenform mehr und mehr ausgesprochen. Die Stäbchen weisen keinen gleichmässigen Durchmesser auf, sondern lassen kleine Höckerchen an ihrer Peripherie wahrnehmen. Für die ausgesprochenen Stäbchen, die sich in den späteren Stadien (Fig. 34, 35, Taf. V) und besonders in Stadien der zweiten Phase finden, ist die Entstehung durch Zusammenfügung von Körnchen und kleinen Stäbchen sehr gut denkbar. In den

Chromidialstäbchen sind manchmal stärker gefärbte Partien wahrzunehmen (Fig. 29, Taf. IV). Gewöhnlich sind die einzelnen Chromidien eingeschlossen in einer Hülle, die tiefer als das umgebende Plasma gefärbt ist.[1]) Das ist die Ursache, dass die zusammengehäuften Chromidien in einen dunkleren Grund eingebettet sind (Fig. 35). Erwähnenswert und augenfällig ist die stets vorhandene enge Beziehung zwischen Chromidienausbildung und Kernchromatin, was besonders in dem Stadium hervortritt (Fig. 25, 27, 28, 29 und Fig. 35), in welchem die Chromatinschleifen eine heteropole Anordnung annehmen. In diesem Stadium sind die Chromidien nur auf die Stelle beschränkt, an welcher die Chromatinschleifen die Kernmembran berühren. Da bemerkt man auch, dass die Chromidien so eng an die Kernmembran sich anschmiegen, dass diese undeutlich wird. Manchmal sieht es aus, als ob ein kontinuierlicher Zusammenhang zwischen den Chromidien und dem Kernchromatin vorhanden ist (Fig. 25, 27, 28 und 35).

Gegen das Ende der ersten Wachstumsphase beginnen einzelne Stellen von dem Plasma hier und da eine dunklere Färbung aufzuweisen (Fig. 30, 34, 35), Vorgänge, die, wie wir gleich sehen werden, ihre höchste Entwickelung in der zweiten Phase erreichen und die in engem Zusammenhang mit den in dieser Phase sich abspielenden Dotterbildungsprozesse stehen.

b. Zweite Phase: Vermehrung der Chromidien, Dotterbildung. (Taf. V, VI).

Gleich zu Beginn dieser wichtigen Phase, tritt eine reichliche Bildung von Chromidien auf (Fig. 42, 43, Taf. V). Dieser Umstand ist beachtenswert, denn er zeigt den engen Zusammenhang, der zwischen Chromidienbildung und den Funktionszustand der Zelle existiert. Wie schon erwähnt, ist diese Phase durch eine rege Zelltätigkeit gekennzeichnet: die bis jetzt nur eine geringe Grössenzunahme aufweisenden Zellen, beginnen auf einmal sehr stark an Grösse zuzunehmen und gleichzeitig damit tritt die Bildung des Deutoplasmas ein. Die Chromidienbildung in dieser Phase, ist nicht allein auf gewisse Stadien beschränkt. Wie ein Blick auf die gegebenen Figuren zeigt, findet sie in

[1]) Diese dunklere Färbung der umhüllenden Plasmaschicht ist Folge der begonnenen Auflösung der Chromidien.

allen Entwicklungsstadien statt. Bilder, wie die in Fig. 47, 49 wiedergegebenen, zeigen ausserdem noch, dass, nachdem ein Teil von den Chromidien sich schon im Plasma verstreut hat, die Bildung neuer Chromidien weiter vor sich gehen kann.

In dieser Phase weisen die Chromidien abermals die schon früher erwähnte enge Beziehung zum Kern auf. Bilder, wie die in Fig. 42, 43, 46, 49 wiedergegebenen finden sich sehr oft. Das Anschmiegen an der Kernmembran ist so eng (Fig. 42, 43), dass dieselbe undeutlich wird und aussieht, als ob sie an dieser Stelle aufgelöst sei. Sehr oft sind daher auch Bilder zu sehen, von denen man den Eindruck bekommt, dass ein Teil mancher Chromidialstäbchen im Kern liegt, während ein anderer Teil ins Plasma ragt (Fig. 42, 43, 47). Die dicht an der Kernmembran auftretenden Chromidien entfernen sich allmählich und kommen in andere Plasmapartien zu liegen. Gleichzeitig mit diesem Prozess ist auch eine Länge- und Dickenzunahme der Chromidien zu beobachten (Fig. 40, 46, 47, 51, 53) welche sowohl durch Verschmelzung kleinerer Chromidialstäbchen, wie auch durch Aufquellen derselben bedingt sein kann. Es sind Anhaltspunkte vorhanden, welche zeigen, dass die beiden Prozesse gleichzeitig stattfinden. Für das Auftreten von Aufquellungserscheinungen spricht der Umstand, dass die Grenzen der vom Kern entfernten Chromidien etwas verschwommen werden und der graue Saum, der sie umgibt, ausgesprochener wird. Dieser letztere Prozess ist auch eine Andeutung für die beginnende Auflösung der Chromidien, was besonders gegen das Ende der zweiten Phase stattfindet. Neben den stark schwarz gefärbten Chromidien, sind dann auch solche zu sehen, die nur noch hier und da schwarze Körnchen aufweisen, der übrige Teil dagegen hat beträchtlich von seiner Färbbarkeit verloren und einen lichtgrauen Farbenton angenommen. Von diesem Stadium, bis zu dem, wo die Chromidien sehr schwache Färbbarkeit aufweisen, um später noch ganz zu zerfliessen, sind alle möglichen Übergänge zu beobachten (Fig. 41, 49, 50, 53).

—

Die ersten Andeutungen der Plasmaveränderungen, die die Dotterbildung einleiten, sind, wenn auch sehr selten, schon am Ende der ersten Phase zu bemerken. Manche Partien von Plasma nehmen ein dichteres Aussehen an und weisen dadurch dunklere Färbung als das übrige Plasma auf (Fig. 30, 34); Veränderungen,

welche besonders stark ausgesprochen in der zweiten Phase auftreten (Fig. 46—54). Diese dichteren Plasmapartien — die Deutoplasmakugel — haben eine rundliche oder schwach ovale Form. Sie treten anfangs in der Nähe vom Kern auf, später aber finden sie sich in verschiedenen Teilen der Zelle angelagert, indem sie immer mehr und mehr an Menge zunehmen (Fig. 43, 46, 47, 48, 50). Diese Dotterkugeln erreichen eine beschränkte Grösse und zeigen dann eine konzentrische Schichtung nach aussen. Im Innern der Kugel dagegen ist ein heller, stark lichtbrechender Körper eingebettet, der an den lebenden Eiern flüssiger Natur ist (Fig. 49, 52). Die weiteren Veränderungen, die an den Deutoplasmakugeln zu bemerken sind, bestehen darin, dass in den konzentrischen Plasmaschichten, die unmittelbar an dem helleren zentralen Körper anliegen, die Ausscheidung von meistens eckigen Körnchen, — Fettkörnchen — beginnt. Letztere nehmen nach Behandlung mit Eisenhämatoxylin eine eigentümlich glänzende schwarze Färbung an, welche ermöglicht, dass sie schon vom ersten Blick an leicht zu unterscheiden sind. Die Bildung der Fettkörnchen kann allmählich von den tieferen Rindenschichten der Deutoplasmakugel nach den peripher gelegenen sich ausbreiten. Figur 60 stellt eine stark vergrösserte Deutoplasmakugel dar. Die Fettkörnchenbildung ist so weit fortgeschritten, dass der helle Zentralkörper von ihnen ganz bedeckt erscheint. Bei manchen, und zwar gewöhnlich den kleineren Deutoplasmakügelchen ist auch zu bemerken, dass die scharfe Unterscheidung von zentralem Körper und Rindenschicht nicht vorhanden ist. Die Fettkörnerausscheidung geschieht dann im Zentrum der Kugel. Manche von solchen Deutoplasmakugeln, in deren Zentrum nur zwei schwarz gefärbte Körner vorhanden sind, die ihrerseits mit gesonderten dünneren, konzentrischen Plasmaschichten umgeben sind (Fig. 46, 47), erinnern sehr viel an die Bilder, die van der Stricht (05 b) bei der Dotterbildung in den Eiern von Vesperugo patula beobachtet hat. Ob eine volle Gleichartigkeit zwischen diesen Gebilden (corps vitellins) van der Strichts und die bei Paludina beobachteten existiert, kann ich mit Sicherheit nicht sagen, da die diesbezüglichen Zeichnungen van der Strichts nicht genügend detailliert sind. Trotzdem spricht der Eindruck, den man durch seine Beschreibung bekommt, sehr viel für diese Annahme.

Die an Grösse zugenommenen Deutoplasmakugeln zerfallen schliesslich in kleinere Kügelchen, indem dabei die in den ersteren aufgehäuften Fettkörperchen frei ins Plasma zu liegen kommen und sich später ganz in dasselbe verstreuen. Durch das allmähliche Ausfüllen des Plasmas von den kleinen Deutoplasmakügelchen bekommt dasselbe ein vakuoläres Aussehen. Am lebenden Ei sind die Deutoplasmakügelchen gelblich, wodurch auch die gelbliche Farbe der Eier bedingt ist. An den mit Sublimat fixierten und mit Hämatoxylin nach Heidenhain gefärbten Präparaten, erscheinen die Deutoplasmakügelchen als stark lichtbrechende Körper, welche an Präparaten, die mit Osmiumgemische hergestellt wurden, besonders deutlich hervortreten. Durch die fortschreitende Vermehrung der Deutoplasmakügelchen wird schliesslich die ganze Zelle ausgefüllt und das Ei bekommt allmählich das Aussehen der Fig. 54. Also, wir haben gesehen, dass die grossen Deutoplasmakugeln den Ausgangspunkt für die Fetttropfenbildung und die Bildung der kleinen Deutoplasmakügelchen darstellen. Durch diese Prozesse hat das Ei seine deffinitive Grösse angenommen. In dieselbe Zeit, an der sich das Ei mit Dottermaterial versorgt, fällt auch die Abnahme der Chromidien. Sie verschwinden aber nicht gänzlich, denn, wenn auch in nicht so grosser Zahl, sind sie in Eiern, welche schon die erste Richtungsspindel haben, noch vorhanden. In noch späteren Stadien werden sie ganz und gar aufgelöst; in den Furchungsstadien konnte ich sie nicht nachweisen. [1])

Ähnliche Dotterbildungsprozesse hat sehr eingehend auch van der Stricht (04, 05 a, b) bei den Säugetieren (Homo, Vesperugo) beschrieben. Einen gleichen Bildungsvorgang konnten auch seine Schüler F. d'Hollander, H. Lams, Eug. de Somer bei der Dotterbildung anderer Wirbeltiere (Aves, Pisces) feststellen. Es scheint, dass diese Bildungsweise allgemein verbreitet ist, da auch die Befunde Bluntschlis (04) an den Ascidieneiern (Cynthia microcosmus) sehr viel gemeinsames aufweisen.

[1]) Alle Bilder der zweiten Phase, an denen die Plasmastruktur nicht detailliert ausgeführt ist, stammen von Präparaten her, welche die Fetttropfen und die Dotterkörper ganz deutlich aufweisen, an denen die Chromidien aber nicht genügend deutlich gefärbt sind. In dem Stadium der ersten Richtungsspindel habe ich von einer detaillierten Wiedergabe der Plasmastruktur abgesehen, weil sie nichts neues (Fig. 54) bietet.

Über das Verhalten der Chromidien zu der Dotterbildung kann ich nichts bestimmtes aussagen. Ein Eingreifen der Chromidien in diesen Prozessen ist möglich, wie man sich aber dieses vorzustellen hat, ist mir unklar, das morphologische Bild gibt keine Anhaltspunkte darüber. Ganz in seinen Einzelheiten analysierbar ist dieser Anteil der Chromidien bei der Dotterbildung auch durch die ausgedehnten Untersuchungen van der Strichts und seiner Schüler nicht dargestellt worden, trotzdem dass van der Stricht mit Bestimmtheit sagt, dass „Les mitochondries interviennent dans la génèse du vitellus plastiques et du deutoplasme.“ Den engen Zusammenhang zwischen dem reichlichen Auftreten der Chromidien und der Dotterbildung konstatiert auch Bluntschli in seiner oben erwähnten Arbeit, ohne zu ganz bestimmter Deutung dieses Vorgangs zu kommen.

Auf diese Fragen werde ich nochmals Gelegenheit haben zurückzukommen.

2. Männliche Geschlechtszellen von Paludina.

(Tafel VI.)

Nach den eingehenden Untersuchungen Meves (00) über die Mitochondria (unter welchem Namen er die Chromidien beschrieben hat) bei der Spermatogenese von Paludina, habe ich gar nichts neues anzufügen. Seine Beobachtungen über ihr Verhalten und ihr späteres Schicksal kann ich nur bestätigen. Ich möchte nur einiges über ihre erste Entstehung, so wie ich sie an meinen Präparaten beobachten konnte, berichten, um die grosse Ähnlichkeit mit den entsprechenden Prozessen bei den Eiern von Paludina hervortreten zu lassen.

Die Chromidien entstehen auch hier als feine und dicht zusammengedrängte, stark schwarz gefärbte Körnchen, die eng an die Kernmembran angelegt, eine Kernhaube bilden (Fig. 121—123), wodurch die Kernmembran an dieser Stelle undeutlich wird. In späteren Stadien rücken die hier und da zu kleinen Stäbchen zusammengetretenen Körnchen von der Kernmembran zurück und kommen immer noch haufenartig zusammengeballt in das Protoplasma zu liegen.

Die Zahl der Chromidien ist weit grösser, wie in den Bildern wiedergegeben ist, wo sie nur im optischen Querschnitt nach Aufstrich mit Sublimat conc. fixierten und Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten gezeichnet sind.

Bemerkenswert ist das Bild Fig. 123, an welchem ausser den Chromidien noch die beiden Centrosomen sehr deutlich zu sehen sind. Sie liegen in einer schwachen Einbuchtung der Kernmembran und sind von einem deutlich auftretenden Hof umgeben, dem Idiozom der Autoren. Ich habe das Bild nur darum wiedergegeben, weil es zeigt, dass der oft zu beobachtende Zusammenhang zwischen Chromidien und Centrosomen nur topographischer Natur ist, bedingt wahrscheinlich durch den Umstand, dass sowohl Chromidien, wie auch Centrosomen gewöhnlich an der Stelle der grössten Plasmaanhäufung entstehen. Ausnahmen von diesem Verhalten sind sehr gut möglich.

3. Männliche Geschlechtszellen von Helix pomatia.

(Tafel VIII.)

Trotzdem die Chromidien bei den männlichen Geschlechtszellen von Helix schon öfters gesehen und beschrieben wurden, fehlt es an einer eingehenden Untersuchung, die es sich zur Aufgabe gestellt hätte, ihr Schicksal von der ersten Entstehung bis zur Ausbildung des fertigen Spermatozoons zu verfolgen. Das wäre aber bei Helix wünschenswert gewesen, da hier gerade so vielerlei strittig ist, wie z. B. die Frage nach dem Ursprung und die wechselseitigen Beziehungen der Mitochondrien, Pseudochromosomen, Nebenkern usw. Seit Platner, dem ersten, welcher den Nebenkern bei Helix gesehen hat, bleiben diese Fragen noch Gegenstand der Diskussion, ohne dass eine merkliche Aufklärung eingetreten ist. Durch die folgenden Beobachtungen hoffe ich, genauere Aufschlüsse bringen zu können.

Alle Bilder sind nach einem mit Flemmingscher Lösung fixierten und mit Hämatoxylin nach Delafield und Safranin gefärbten Präparate entworfen. Die Farben der Abbildungen entsprechen genau den Farben im Präparate. Die Chromidien sind ausserordentlich deutlich tingiert, weit deutlicher, als ich es in den Abbildungen wiedergeben konnte. Zum Vergleich waren auch mit Flemmingscher Lösung fixierte und mit reinem Safranin oder mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbte Präparate herangezogen, die genau dieselben Bilder ergaben. Weil mich hauptsächlich die Veränderungen im Plasma interessierten, habe ich die Umwandlungen, welche das Kernchromatin durchmacht, nur angedeutet.

Das erste Auftreten der Chromidien ist schon an den jüngsten Spermatocyten zu bemerken. Die Chromidien liegen nur ganz

dicht an der Kernmembran angeschmiegt und bilden eine kleine Kernhaube (Fig. 86). Dieser enge Zusammenhang zu dem Kern tritt sehr deutlich auch in den folgenden Stadien hervor (Fig. 87—91). Besonders in Fig. 87 und 88 ist das Anschmiegen so stark, dass die Kernmembran an der betreffenden Stelle undeutlich wird. In diesem Stadium sind schon grössere Körner und feine Fädchen zu bemerken, die sich um den Kern herum zu verbreiten beginnen (Fig. 88). Mit dem Eintritt der Spermatocyten in das pachytene Stadium beschränkt sich die in den früheren Stadien ausgebreitete Chromidialanhäufung auf die Stelle, wo die Chromatinschleifen die Kernmembran berühren, wie es auch der Fall bei Paludina war. Dieser enge Zusammenhang, der zwischen der Chromidienanhäufung und den Chromatinumwandlungen im Kern besteht, ist auffallend (Fig. 89—90). In noch weiteren Stadien nehmen allmählich die Chromidialfädchen an Menge zu, indem sie sich mehr und mehr um den Kern herum ausbreiten (Fig. 90, 91, 92). Zugleich wird ein Teil von den Chromidialkörnchen und Chromidialfädchen durch dickere Fäden ersetzt, die dicht zusammengedrängt in der Nähe vom Kern liegen (Fig. 91). In Fig. 92, die ein Stadium darstellt, in dem das Chromatin sich von neuem in dem ganzen Kern unregelmässig verstreut hat, bemerken wir, dass die Chromidialfädchen sich sehr viel vermehrt haben und den ganzen Kern umgeben, von den Körnchen sind nur kleine Reste geblieben. Es ist unzweifelhaft, dass die Körnchen und Fädchen in sehr engem Zusammenhang miteinander stehen und dass die ersteren als Entstehungsquelle für die zweiten zu betrachten sind. Diese Umwandlung der Chromidialkörnchen (die Mitochondrien der Autoren) in Chromidialfädchen (Chondromiten) ist so oft beobachtet und beschrieben worden (Benda [02], Meves [00], Ancel [02] u. a.), dass ich mich damit begnüge, sie an dieser Stelle nur nochmals zu betonen. Fig. 92 und 93 sind auch insofern wichtig, weil sie zwei Zwischenstadien für die Entstehung der dicken, zuerst von Platner (85) gesehenen und abgebildeten Chromidialfäden darstellen, die von den späteren Beobachtern (Heidenhain [00]) den Namen „Pseudochromosomen“ erhalten haben. In Fig. 90 und 91 ist schon die erste Andeutung für die Pseudochromosomenbildung vorhanden. Deutlich treten sie aber erst in Fig. 92 und 93 hervor. In diesem Stadium haben sie schon an Menge

zugenommen, erinnern aber ihrer zarten Form nach noch an die Chromidialfädchen, von welchen sie durch Verkürzung entstehen. Die Pseudochromosomen können aber auch durch Zusammenlegung und Verschmelzung einzelner Chromatinkörner ihren Ursprung nehmen. Beide Prozesse sind ganz gut möglich. Z. B. in Fig. 90, 91 macht es den Eindruck, dass die dicken Fäden durch Zusammenlagerung von Körnern entstanden sind, für welchen Prozess auch die Fig. 88 und 89 sprechen. Fig. 92 und 93 sprechen dagegen mehr zu Gunsten der Annahme, dass hier eine Verkürzung der feinen Fäden stattgefunden hat. Prinzipiell wichtig in allen diesen Fällen ist der enge genetische Zusammenhang, der zwischen den Chromidialkörnern (Mitochondrien), Chromidialfädchen (Chondromiten) und den dicken Chromidialfäden (Pseudochromosomen) existiert, was aus den Bildern ganz deutlich hervorgeht. In den Präparaten sind zahlreiche diesbezügliche Übergangsstadien vorhanden. In ihrer typischen Form sind die Pseudochromosomen in den nächstfolgenden Stadien entwickelt (Fig. 94—95). Die Pseudochromosomen stellen dicke, zusammengeknäuelte Fäden dar, die gleichmässig stark gefärbt sind oder einen lichten Längsstreifen aufweisen.

Um die Aufzählung der Plasmaeinschlüsse, die sich in den Spermatocyten erster Ordnung vor der Teilung finden, zu beenden, möchte ich auch das rot gefärbte Gebilde (Fig. 94—95) erwähnen, das als „Spindelrestkörper" beschrieben ist und dem A. Bolles Lee (02) den Namen Hyaloplast gibt, indem er es nur aus dem zentralen Teil der Spindel entstehen lässt. — Auf die Diskussion dieser Frage will ich nicht eingehen, erwähnen möchte ich nur, dass nach dem, was ich gesehen habe, dieses Gebilde in der Tat als Spindelrestkörper zu bezeichnen ist. Ob aber die ganze Spindel (samt den „rayons fusorial" Bolles Lees) oder nur ihr zentraler Teil bei dieser Bildung beteiligt ist, lasse ich dahingestellt. Ich habe dieses Gebilde hier nur darum erwähnt, weil, wie wir später sehen werden, Bolles Lee will beobachtet haben, dass die Spindelfaserreste (die „rayons fusorial") in den Spermatiden den Ursprung des „Nebenkerns" geben, eine Behauptung, die, wie aus meinen Befunden klar hervortreten wird, sich nicht aufrecht erhalten lässt.

Die Umwandlungen, die sich bei der Teilung der Sperma-

tocyten I. und II. Ordnung abspielen, bringen nichts neues. Bei diesen Prozessen verteilen sich auch die Chromidien auf die neu entstehenden Zellen. Die Spermatiden weisen genau dieselben Bestandteile wie die Spermatocyten erster Ordnung auf, nur sind die Pseudochromosomen in geringer Zahl vorhanden, was damit zusammenhängt, dass sie sich bei der Teilung nicht vermehren, sondern auf die Teilprodukte nur verteilt werden. Ein weiterer Unterschied von den Spermatocyten erster Ordnung ist nun darin gegeben, dass von jetzt an auch die zwei Centrosomen ständig in der Nähe von Zellperipherie vorhanden sind. Gleich darauf beginnen wichtige Umwandlungen mit den gewöhnlich in der Nähe von Kernmembran liegenden Pseudochromosomen (Fig. 96), die ich näher schildern möchte. Fig. 98 zeigt, dass die Pseudochromosomen sich mit ihren Enden zusammengelegt und eine fast dreieckige oder in manchen Fällen polyedrische Figur gebildet haben. Fig. 97 stellt ein Übergangsstadium von der Umwandlung der Pseudochromosomen in das eben geschilderte Gebilde dar, welches der „Nebenkern“ der Autoren ist. Ein Blick auf die Fig. 96, 97 und 98 zeigt, dass der Nebenkern nicht ein Gebilde für sich, sondern ein Zwischenstadium in den Umwandlungen der Pseudochromosomen darstellt. Gleichzeitig mit der Ausbildung des Nebenkerns beginnt auch dieser Teil der Chromidialfädchen, der bei der Ausbildung der Pseudochromosomen nicht teilgenommen hat, in der Nähe vom Nebenkern sich anzusammeln. Durch diese Veränderungen kommen wir zu dem Stadium Fig. 99, auf welchem die ersten Umwandlungen der Spermatide zum Spermatozoon zu erkennen sind. Der Kerninhalt hat sich kondensiert, und der Kern ist infolgedessen kleiner geworden; die Zelle hat eine länglich-ovale Form angenommen; die Chromidialfädchen sind in der nächsten Nähe von dem Nebenkern gelegen und zeigen dabei die sehr bemerkenswerte Erscheinung, dass sie wieder in Körner zu zerfallen beginnen. Durch diesen Prozess bekommen wir wieder einen Körnchenhaufen, der von kleinen, feinen Fädchen umsponnen ist. Die Pseudochromosomen, die den Nebenkern bilden, haben sich dichter zusammengelegt und ihm ein kompakteres Aussehen gegeben. In diesem Stadium sind aber noch an den Ecken des Nebenkerns die schwach vorspringenden Enden der Pseudochromosomen zu sehen. Die Pseudochromosomen des Nebenkerns

haben gar nichts von ihrer Färbbarkeit verloren. Sie färben sich genau so intensiv wie früher und zeigen genau dieselbe, früher geschilderte Struktur. Noch interessanter sind die weiteren Umwandlungen, welche die Chromidien und der Nebenkern bei den fortschreitenden Veränderungen der Spermatiden erfahren. Die Zelle (Fig. 100, 101) zieht sich mehr und mehr der Länge nach aus, der Kern zeigt immer eine zunehmend kompaktere Struktur und nimmt Herzform an. Von dem proximal am Kern gelegenen Centrosomalkorn ist ein Faden nach dem zukünftigen Kopf des Spermatozoons, von dem distalen Centrosomalkorn dagegen ist die Schwanzgeissel ausgewachsen.

Von jetzt an beginnt der Chromidialhaufen sich dem distalen Ende des Spermatozoons zu nähern, indem dabei auch eine feine Chromidialhülle um den Längsfaden herum zurückbleibt, von welcher wahrscheinlich der von Koltzow nachgewiesene Spiralfaden entsteht. Der Nebenkern folgt der Umlagerung des Chromidialhaufens langsam nach, wobei erneut eine Auflockerung der ihn bildenden Pseudochromosomen eintritt: die einzelnen Pseudochromosomen sind dadurch wieder ganz deutlich zu unterscheiden, doch behalten sie noch ihre gegenseitige Lagerung (Fig. 100, 101). Fig. 102 zeigt schon das beginnende Auseinandergehen der einzelnen Pseudochromosomen. Von diesem Stadium an bis zum Stadium Fig. 102—104, wo die Pseudochromosomen wieder ganz frei in dem Chromidialhaufen liegen, sind alle möglichen denkbaren Übergänge.

Inzwischen hat sich das Spermatozoon mehr und mehr seiner endgültigen Form genähert. Der Kopf hat Spindelform angenommen, das Plasma hat sich mehr und mehr gegen das Ende des Spermatozoons angesammelt und um den Faden herum nur eine dünne Plasmahülle zurückgelassen[1]). Gleichzeitig ist zu

[1]) Ich benütze hier die Gelegenheit einer von Bolles Lee in seiner letzten Arbeit (04) vertretenen Auffassung entschieden entgegenzutreten. Dieser Auffassung zufolge werde der ganze Plasmakörpor der Spermatide abgestreift. „De sorte que le Corps du Spermatozoïde achevé ne possède pas même le plus faible revêtement de cytoplasme (p. 425). „. . . . . le Spermatozoïde de l'escargot n'est pas même une cellule histologiquement differentiée. — Il n'est qu'un noyau differentié; son corps ayant été formé tout entier par l'hyaloplaste, qui n'est autre chose que l'axe de noyau de la spermatide, et sa tête ayant été formé par le reste de ce noyau." — Aus meinen Beobachtungen und den gegebenen Abbildungen geht mit Sicherheit

bemerken, dass die dünne Chromidialschicht, die um den Faden herum abgelagert war, nicht mehr zu unterscheiden ist, sie sieht jetzt gleichmässig gefärbt aus und bildet eine dunkler gefärbte Scheide. Der übrig gebliebene Chromidialhaufen und die „Pseudochromosomen" sind in dem grossen Plasmaklümpchen an dem Schwanzende des Spermatozoons angesammelt. Die Pseudochromosomen sind dabei parallel dem Längsfaden orientiert. Fig. 103 zeigt einen Spermatozoenhaufen in gleichem Ausbildungsstadium. Fast in der Mitte der Spermatozoen sieht man eine Zone, in der die Chromidien und die Pseudochromosomen angehäuft sind. Solche Bilder sind sehr oft und zeigen das allmähliche Gleiten der Chromidien dem Längsfaden nach, gegen das Ende der Spermatozoen. Fig. 103 a zeigt einen ziemlich schief ausgefallenen Querschnitt eines Spermatozoons, gerade von der Stelle wo die Chromidialansammlung sich findet. Die den Achsenfaden umgebenden Pseudochromosomen sind als kurze Stäbchen zu sehen. Die Fig. 105 und 106 stellen weitere Stadien der Ausbildung des Spermatozoons dar. Es zeigt fast seine endgültige Form, nur an seinem Ende ist noch ein kleines Plasmaklümpchen, mit an Zahl reduzierten Pseudochromosomen und Chromidien zu sehen. Noch einen Schritt weiter und diese, bei der Ausbildung des Spermatozoons nicht verwendete Plasmamasse und Chromidien sind abgestreift. (Die von mir gegebenen Bilder für diese letzten Stadien [Fig. 103, 104] der Chromidienumwandlung zeigen eine grosse Ähnlichkeit mit den entsprechenden von Pygaera [Meves, 03]).

Um den Achsenfaden des fertigen Spermatozoons (Fig. 107 bis 108) ist nur eine dunkler gefärbte Scheide zu sehen, die ein gleichmässiges Aussehen hat.

Im Anschluss an diese Schilderung möchte ich die Resultate erwähnen, die ich durch die Osmiumsäure-Methoden von Kopsch

hervor, dass ein Teil vom Plasma wirklich ausgestossen wird, aber mit nicht minderer Sicherheit ist auch festgestellt, dass das Plasma bei seiner Wanderung eine Umhüllung um den Achsenfaden herum zurücklässt. Übrigens widersprechen alle bisherigen Beobachtungen an der Spermiogenese anderer Tiere vollkommen den Behauptungen Boller Lees. In der Rolle, welche der Hyaloplast bei der Ausbildung des Spermatozoons spielen sollte, kann ich Boller Lee auch nicht zustimmen, denn das von ihm als Hyaloplast beschriebene Gebilde ist deutlich im Plasma der sich ausbildenden Spermatozoon zu sehen. Auf diese Einzelheiten möchte ich aber hier nicht näher eingehen.

und Einar Sjövall, welche zur Darstellung den Netzbildungen in den Ganglienzellen dienen, auch an die Geschlechtszellen von Helix erzielt habe.

Nach der Methode von Kopsch (02) wurden zwei Versuchsserien gemacht:

a) Zwitterdrüse und Gehirn von Helix pomatia in 2% Osmiumsäure bei einer Temperatur von 25° C., 10 Tage lang behandelt.

b) Zwitterdrüse und Gehirn wurden in 1,5% Osmiumsäure nach der obenerwähnten Weise behandelt. Nach dieser Zeit wurden die beiden Serien 24 Stunden im Wasser ausgewaschen, in Paraffin eingebettet und geschnitten.

Für die Einar Sjövallsche Methode (05) habe ich gleichfalls die Zwitterdrüse und das Gehirn von Helix pomatia genommen. Die Objekte waren gemeinsam mit 10% Formol acht Stunden lang bei Temperatur 5° C. fixiert, eine Stunde lang im Wasser ausgewaschen, zwei Tage bei Temparatur von 35° C. mit 2% Osmiumsäure behandelt, nochmals mit Wasser (zwei Stunden) ausgewaschen und im Paraffin eingebettet.

Die Schnitte zeigten, dass die Chromidien, sowohl der männlichen wie auch der weiblichen Geschlechtszellen mit ausserordentlicher Deutlichkeit und Präzision geschwärzt waren. Der Kern war gelb tingiert mit tiefgelber Andeutung des Chromatins, das Plasma hellgrau und in ihm die feinsten Chromidialfädchen tief geschwärzt. In Fig. 109—113, Taf. VI gebe ich Bilder der nach der Sjövallschen Methode behandelten Präparate wieder. Um eine Vermehrung der Abbildungen zu vermeiden, habe ich nur die wichtigsten Stadien gezeichnet. Nach der schon früher über die Chromidien gegebenen Schilderung, brauche ich die Figuren kaum zu erläutern. Von ihrer ersten Entstehung (Fig. 109) kann man alle Zwischenstadien bis zur Ausbildung der Pseudochromosomen (Fig. 110, 111), des Nebenkerns (Fig. 112) und dessen nachträgliche Auflösung (Fig. 113) verfolgen. Hier tritt auch der allmähliche Übergang zwischen Chromidialkörnern, Chromidialfädchen, Pseudochromosomen und Nebenkern ganz deutlich hervor.

Um die grosse Ähnlichkeit zwischen den Chromidien bei den Geschlechtszellen von Helix und dem Netze der Ganglienzellen zu zeigen, habe ich aufs Geratewohl drei Ganglienzellen

(Fig. 114—116, Taf. VI) gezeichnet, die nach der Kopschschen Methode geschwärzt sind. Gerade solche Netzbilder habe ich auch mit der Sjövallschen Methode bekommen, nur mit dem Unterschied, dass dort die Fäden plumpere Gestalt zeigen.

Beim Durchsehen der Präparate fällt es gleich ins Auge, dass der Kerninhalt gar nicht geschwärzt, sondern eine gelbliche Färbung angenommen hat. Die Köpfe der Spermatozoen dagegen, wie auch die ganz kondensierten Kerne der Spermatozoenumbildungsstadien sind stark geschwärzt. Über das Verhalten der Chromosomen gegen die Osmiumsäure während der Äquatorialplatte konnte ich nicht ins Klare kommen, und das nicht darum, weil die erwünschten Stadien fehlen (in den mit Safranin gefärbten Präparaten sind diese sogar sehr oft zu sehen), sondern weil es ausserordentlich schwer ist, mit grosser Sicherheit eine Äquatorialplatte von den Pseudochromosomenanhäufungen zu unterscheiden. Die Spindelfiguren, welche mir dabei von grossem Nutzen gewesen wären, sind leider nicht zu sehen. Nach dem Gesehenen aber, wenn ich alle möglichen Fehler bei der Beobachtung in Erwägung ziehe, bin ich geneigt anzunehmen, dass die frei im Plasma liegenden Chromosomen nicht geschwärzt sind.

Später werde ich nochmals die Gelegenheit haben auf alle diese Fragen zurückzukommen.

4. Weibliche Geschlechtszellen von Helix pomatia.

(Tafel VI.)

Genau denselben engen Zusammenhang zwischen Chromidien und Kern finden wir bei den Ovocyten von Helix. Hier sind auch die Chromidien so dicht an den Kern angelagert, dass die Kernmembran an manchen Stellen gar nicht zu sehen ist. Dieser Zusammenhang ist von den jüngsten Eiern bis zu den ausgebildetsten zu verfolgen. Die Chromidialkörnchen bilden bei den jungen Eiern eine dichte Kernhaube. Die Körnchen vereinigen sich zu kurzen, dicken Stäbchen, die allmählich in das Plasma sich verstreuen. Weiter werde ich mich auf die Schilderung nicht einlassen, weil dabei eine Wiederholung des schon früher von den anderen Objekten Gesagten nicht zu vermeiden ist; ich verweise darum auf die Abbildungen (Fig. 117—120), die ganz genau auch in den Farbentönen gezeichnet sind und von demselben Safraninpräparat stammen, wie die von den männlichen

Geschlechtszellen. Von einer lückenlosen Bilderserie habe ich abgesehen. Die vier wiedergegebenen Bilder illustrieren zur Genüge die hier uns interessierenden Verhältnisse.

Die Osmiumsäure-Methoden ergaben auch bei den weiblichen Geschlechtszellen dieselben Resultate, wie bei den männlichen.

VI. Allgemeiner Teil.

Dies sind die Tatsachen. Sehen wir jetzt wie sie sich verhalten zu den bis jetzt bekannten und was für Schlussfolgerungen daraus zu ziehen sind.

1.

In der Ovogenese von Paludina sind die drei bekannten, noch von O. Hertwig (90) aufgestellten Perioden zu unterscheiden: die Vermehrungs-, die Wachstums- und die Reifungsperiode. Ein Überblick auf die zweite Periode von der Ovogoniendifferenzierung bis hinauf zu der Bildung des ersten Richtungskörpers zeigt die ausserordentlich grosse Kompliziertheit der Vorgänge, welche sich dabei abspielen. Dieser Blick lässt auch in den Umwandlungen, die dabei das Chromatin erfährt zwei grosse Phasen unterscheiden, die sich scharf hervorheben. In der ersten Phase, welche mit der Differenzierung des Keimepithels beginnt, sehen wir das in Klümpchen zusammengeballte Chromatin sich allmählich zu einem Faden individualisieren, welcher durch Verkürzung und darauf folgende Längs- und Querspaltung die künftigen Tetraden andeutet, um gleich darauf durch Umdifferenzierungsprozesse in den Zustand der klumpigen Chromatinanhäufung vollkommen zurückzukehren, welcher Zustand für die ganze, in anderer Beziehung wichtige zweite Phase charakteristisch ist. Das Vorhandensein dieser zweiten Phase nämlich, die gewöhnlich bei der Ovogenese der meisten wirbellosen Tiere fehlt, ist charakteristisch für Paludina. Sie ist es, welche mit der ersten zusammen, die grosse Übereinstimmung zwischen den Eireifungsprozessen bei Paludina und, die von v. Winiwarter (00) eingehend untersuchten, der Säugetiere bedingt. Die Übereinstimmung ist so gross, dass sie bis in die Einzelheiten sich erstreckt. v. Winiwarter hat in seiner Arbeit über die Ovogenese der Säugetiere (Hase, Mensch) genau dieselben Stadien und in der gleichen Reihenfolge, wie ich sie bei Paludina wiedergefunden habe, beschrieben. In den Säugetiereiern ist auch in

den Ovogonien und in dem nächstfolgenden Ovocytenstadium das Chromatin zuerst klümpchenartig auf das Liningerüst verstreut um sich später allmählich in einem Faden, vielleicht auch in mehrere, — anzuordnen und so den leptotenen Zustand des Kerns zu bedingen. Durch das Zusammendrängen dieses Fadens entsteht das Synapsisstadium, nach welchem v. Winiwarter die Verdickung und die polare Anordnung der Fäden beobachtet, — Stadium des pachytenen Kerns. In diesem Stadium erst findet das deutliche Auftreten einzelner, eine deutliche Längsspaltung aufweisenden Chromatinschleifen statt.[1]) Diese Andeutung zur Chromosomenbildung, wie das der Fall auch bei Paludina war, führt nicht zu der Teilung der Zelle, sondern es folgen gleich darauf Prozesse, welche die vollkommene Rückbildung und Auflösung der chromatischen Figuren bedingen. Die Längsspaltung der Chromatinschleifen erweitert sich mehr und mehr — Stadium des diplotenen Kerns. Die Chromatinschleifen selbst werden allmählich undeutlicher, das Chromatin fliesst auf das Liningerüst zu einzelnen Bröckchen und zieht sich schliesslich klumpenartig zusammen; — dictytenen Zustand des Kerns. Das Ei tritt in diesem Stadium in die zweite Phase, die Wachstumsphase, welche hier auch ausserordentlich lang ist und die eigentliche Wachstumsperiode des Eies darstellt. Die Ausbildung von Tetraden vor der ersten Reifeteilung konnte v. Winiwarter nicht beobachten. Von manchen pathologischen Fällen noch in der ersten Entwicklungsphase aber, in welchen er richtige Tetraden beobachten konnte, schliesst v. Winiwarter mit Recht auf ihr Vorhandensein auch in der ersten Reifungsspindel.

Diese in aller Kürze wiedergegebenen Befunde v. Winiwarters zeigen ohne weiteres die unverkennbare Ähnlichkeit der Ovogenese von Paludina mit der der Säugetiere. Wenn wir nach analogen Vorgängen bei der Eireife anderer Tiere suchen, so finden wir sie in keiner anderen Tierklasse mit solcher Deutlichkeit ausgeprägt. Anklänge nur lassen sich in der Ovogenese der Selachier, der Amphibien und der Copepoden erblicken, und das meistens nur in der ersten Ovocytenentwickelungsphase, in

[1]) Diese Längsspaltung soll nach v. Winiwarter nicht einen zuerst einheitlichen Faden in zwei dünnere Fäden zerlegen, sondern sie soll nur die in dem Synapsis parallel verlaufenden und miteinander verklebte Fäden wieder deutlich von einander trennen.

welcher die Chromatinveränderungen zu ziemlich gleichen Kernzuständen: leptotene, synaptene, diplotene etc., mit denen von Paludina führen. In dieser ersten Phase zeigen auch die Chromatinveränderungen bei Paludina sehr viele vergleichbare Momente mit denen der Spermatocyten anderer Tiere (vergleiche besonders Schreiner 04). In der zweiten Phase dagegen weicht die Ovocytenentwicklung der oben erwähnten Tiere beträchtlich von derjenigen bei Paludina ab. Bei den Selachiern z. B. kommt es nicht zu dieser so vollständigen Auflösung der chromatischen Figuren, wie sie bei Paludina und den Säugetieren zu beobachten ist. Mit der Ovogenese der Amphibien, welche in ihrer zweiten Phase durch komplizierte Umänderungen der Nucleolen ausgezeichnet ist, sind sogar die Berührungspunkte zu verschwommen.

Es frägt sich nun wie es kommt, dass die Ovogenese von Paludina so ausserordentlich grosse Übereinstimmung mit der Ovogenese der Säugetiere zeigt. Der wahrscheinliche Grund dafür ist wohl in den Bedingungen der Entwicklung und Reifung der Eier zu suchen, welche die Viviparatät mit sich bringt: bei den viviparen Tieren erfolgt die Reifung von je einem Ei in grossen Zwischenräumen von einander. Die vielen in der zweiten Phase vorhandenen Eier stellen somit einen ständigen Vorrat dar, von welchen von Zeit zu Zeit einzelne Eier zur Reifung kommen. So, in der ganzen Geschlechtstätigkeitsperiode von Paludina vivipara, welche Periode von April bis Ende Oktober dauert, reifen ungefähr 20—25 Eier, oder durchschnittlich genommen ein Ei jede Woche. Neben diesem ersten Moment kommt ein zweites in Betracht, das ist, dass für ihre weitere Entwicklung die Eier Ernährung von aussen bedürfen. Bei den Säugetieren haben wir analoge Verhältnisse: in grossen Abständen und meistens einzeln oder gleichzeitig in nur sehr geringer Zahl zur Reifung gelangende Eier. Diese grosse Übereinstimmung in den Eientwicklungsprozessen der beiden erwähnten Gruppen spricht nur dafür, dass die gleichen Bedingungen auch in so weit entfernt stehenden Tierklassen, gleiche Entwicklungsmodi Zustande bringen können. Wir sind ja auch längst gewöhnt zu sehen, dass die früheren Stadien der Entwicklung mehr durch äussere Verhältnisse, als durch systematische Verwandschaft bestimmt werden. Besonders klare Beispiele geben in dieser Beziehung die Furchungsprozesse, welche, wie bekannt ungeachtet der syste-

matischen Stellung der Tiere hauptsächlich durch die äusseren Bedingungen bestimmt und modifiziert werden.

Zu genau denselben Schlüssen, die eine Abhängigkeit zwischen der Art der Eiablage und den Verhältnissen im Keimbläschen zeigen, sind auch Häcker (92, 95) und Lübosch (01) gekommen. Der erstere von den Zuständen bei Cyklops ausgehend und sie vergleichend auf andere Tiere ausdehnend, findet einen engen Zusammenhang zwischen der Existenz des feinfädigen Stadiums des Kerns und der Periodizität der Eiablage.

Trotz der vielfachen Ähnlichkeit, welche in der ersten Ovocytenentwicklungsphase bei Paludina und derjenigen der anderen Tiere besteht, bin ich durch meine Beobachtungen zu Deutungen gekommen, die mit denen, welche von anderen Autoren für die entsprechenden Stadien gegeben wurden, nicht übereinstimmen. Der Grund dieser voneinander abweichenden Deutungen liegt darin, dass die hintereinander folgenden Chromatinveränderungen schwer mit Bestimmtheit zu fassen sind. In gleichem Maß, als die Stadien nach der Synapsis deutlich und leicht zu verstehen sind, ebenso sind sie vor und während derselben verwickelt und schwer zu analysieren. Gerade dieses letzte Stadium aber ist der Ausgangspunkt von weitausblickenden Hypothesen geworden. In dieses Stadium nämlich, welches am undeutlichsten von allen übrigen ist, hat man Vorgänge verlegt, die bisher noch in keinem Fall ganz sicher erkannt worden sind. Ich meine die Konjugation der Chromosomen. Man hat (Montgomery, Sutton, Mc. Clung, Boveri etc.) die Hypothese aufgestellt, dass das Zusammendrängen des Chromatins darin seinen Grund hat, dass die bis dahin getrennten väterlichen und mütterlichen Chromosomen sich dicht zusammenlegen, so dass schliesslich je ein väterliches Chromosom sich mit einem äquivalenten mütterlichen verbindet. Das ist der Grundgedanke der Gonomeriehypothese. Nach der Aufstellung derselben haben sich die Untersucher bemüht ihre morphologischen Grundlagen besser zu begründen. Als Hauptbeweis für die Richtigkeit dieser Hypothese wurde dabei der in dem Synapsisstadium oft deutlich zu beobachtende parallele Verlauf der Chromatinschlingen angeführt. Dem Verhalten des Chromatinfadens vor der Synapsis

wurde so gut wie gar keine Aufmerksamkeit geschenkt. Um aber mit Bestimmtheit sich für eine in dem Synapsisstadium stattgefundene Konjugation erklären zu können, muss man im Klaren über die sich noch im leptotenen Kern abspielenden Vorgänge sein. Denn bis jetzt, so viel ich weiss, ist nicht sicher bewiesen worden, ob im Leptotenenstadium ein einheitlicher Faden oder schon Fäden in der Normalzahl der Chromosomen vorhanden sind. Wenn das letztere der Fall und die Zahl der im Pachytenstadium auftretenden Chromatinschleifen halb so gross wäre, würde ja eine grosse Wahrscheinkeit für das Stattfinden einer Konjugation sprechen. Die in der Literatur bis jetzt vorhandenen Angaben leiden aber fast alle an diesem Uebelstand, d. i. die Stadien vor der Synapsis sind sehr wenig berücksichtigt. In den Fällen aber, in denen man sich intensiver beschäftigt hat, sind die Beobachter dazu gelangt, dass ein einheitlicher Faden vorliegt; so z. B. v. Winiwarter (00). Er nimmt an, dass der einzelne Faden bis zum Stadium des pachytenen Kerns fortbesteht, von welchem Stadium an erst deutlich gesonderte Fäden zu sehen sind. Es soll daher nach v. Winiwarter die Konjugation in der Synapsis zwischen den parallel verlaufenden Schlingen eines kontinuierlichen Fadens stattfinden, was ja auch möglich wäre, aber für die Berechtigung der Gonomeriehypothese keine grosse Bedeutung haben würde. Nicht ganz überzeugend sind auch die Angaben K. und E. Schreiners (04). So eingehend auch die Untersuchungen der letztgenanten zwei Forscher sind, so wenig sind wir noch im Klaren über den morphologischen Wert der Chromatinfäden, welche in der Synapsis conjugieren sollen. Der parallele Verlauf der Chromatinschlingen im Synapsis Kern beweist noch nicht das Stattfinden einer Konjugation, denn dieser parallele Verlauf muss ja unbedingt eintreten, wenn die Chromatinschlingen, wie das der Fall in der Synapsis ist, nach einem Zentrum hinströmen. Alle diese Betrachtungen schliessen natürlich nicht aus, dass bei manchen Objekten wirklich eine Verklebung der Chromadinfäden stattfinden kann, ob aber die letztere im Sinne der Vertreter der Gonomeriehypothese verlaufen würde, lasse ich dahingestellt. Bemerken möchte ich nur, dass es fast unmöglich ist, dsss in dem dichten, unentwirrbaren Knäuel des synaptenen Kerns eine Aufsuchung von gleichwertigen Chromosomen stattfinden kann. Dieser Prozess

könnte ja leichter in einem Stadium vor sich gehen, in welchem die Fäden locker in dem ganzen Kern verstreut liegen.

Bei dieser Sachlage und bei Berücksichtigung der Prozesse, welche sich sowohl vor, wie auch nach der Synapsis abspielen, bin ich geneigt anzunehmen, dass speziell bei der Ovogenese von Paludina eine Konjugation von Chromosomen im Synapsys-Kern nicht stattfindet. Ich deute den ganzen Vorgang, welcher sich vom Leptotenstadium bis zu dem pachytenen Kern abspielt als allmähliche Verkürzung eines einheitlichen Fadens, der dementsprechend auch dicker wird. Erst im Anfang des pachytenen Stadiums, wenn der Faden schon ziemlich verkürzt, verdickt und polare Anordnung angenommen hat, tritt eine Längsspaltung auf, die von einem deutlichen Zerfall des bis dahin einheitlichen Fadens in sieben hantelförmige, polar angeordnete Schleifen begleitet wird. Man könnte vielleicht daran denken, ob nicht die nach dem Synapsisstadium in reduzierter Zahl (7) auftretenden Chromatinschleifen für eine stattgefundene Konjugation während demselben sprechen würde.[1]) Diese Vermutung verliert aber an Wahrscheinlichkeit, wenn man die nächstfolgenden Vorgänge berücksichtigt, — denn etwas später tritt eine nochmalige Querteilung der Chromatinschleifen auf, die aber nicht zu vollständiger Trennung führt, sondern die dadurch neuentstandenen zwei Teile bleiben durch eine deutliche achromatische Brücke miteinander verbunden Diese Querteilung ist sonst durchaus der ersten gleichwertig und wir bekommen so die Normalzahl — 14 — der Chromosomen, von welchen jedes längsgespaltet ist. Je zwei hintereinander liegende und durch achromatische Brücke verbundene Chromatinschleifen stellen eine Tetrade dar. Durch diesen Modus ist die Bildung der typischen Tetraden (sieben an Zahl), wie sie später am Ende der zweiten Periode, zu beobachten sind, angedeutet. Es soll daher die halbreduzierte Zahl der Tetradenchromosomen als eine Pseudoreduktion aufgefasst werden, da jede Tetrade doppelwertig ist.

Gleich nach diesen Prozessen, welche sich in der ersten Ovocytenentwicklungsphase abspielen, treten Prozesse ein, welche die vollständige Auflösung der chomatischen Figuren bedingen.

[1]) Für diesen letzteren Vorgang würden besonders die Fig. 24 und 25 sprechen. Durch Konjugation der dort schon eventuell vorhandenen 14 getrennten Chromatinschleifen würde das Stadium in Fig. 27 entstehen.

Das Keimbläschen tritt somit wieder in ein Stadium ein, in welchem das Chromatin zunächst gleichförmig auf das Liningerüst verteilt ist: noch später tritt eine klümpchenartige Zusammenballung desselben auf. Es besteht somit kein Zusammenhang zwischen den Tetradenähnlichen Figuren der ersten Phase und denjenigen, welche in die erste Richtungsspindel eingehen.

Die in der Richtungsspindel eingestellten Tetraden konnte ich sowohl an Schnitt- wie auch an Totalpräparaten beobachten. In dieser Beziehung vervollkommnen meine Beobachtungen diejenigen v. Winiwarters, welcher die ausgebildete Tetrade in dem Stadium der ersten Richtungsspindel nicht beobachten konnte. Von manchen pathologischen Vorgängen in der ersten Periode, die zur Bildung von richtigen Tetraden führten (solche frühzeitig ausgebildete Tetraden — nach Diplotenstadium — sowie aber Mitosen mit nur längsgespaltenen Chromosomen - nach Pachytenstadium —, konnte ich auch an Paludina beobachten), schliesst er mit Recht, auch für ihr Vorhandensein bei dem normalen Entwicklungsgang: „Toujours est-il, que l'observation de tetrades est un fait important, même lorsqu'il s'agit de noyaux en karyolyse, les formes pathologique pouvant servir à l'explication et à l'interprétation des formes normales.“ [1])

Die von mir vertretene Auffassung der Tetraden bei Paludina als zwei längsgespaltene und hintereinander durch eine achromatische Verbindungsbrücke verklebte Chromosomen steht im Einklang mit den Beobachtungen, welche Rückert (93) von der Eireife und Tetradenbildung von Cyclops beschrieben hat. Auch bei Cyclops bilden sich die Tetraden durch Längs- und Querteilung der schon in reduzierter Zahl vorhandenen Chromatinschleifen. Die letzte Querteilung ist da auch unvollkommen und die beiden Hälften der Tetraden, die als gesonderte Chromosomen aufzufassen sind, bleiben durch eine achromatische Brücke dauernd verbunden. Ein fast gleicher Vorgang ist auch durch die Beobachtungen Korschelts (95) bei Ophryotrocha bekannt

[1]) Bei anderen Säugetieren, nach den Beobachtungen von Sobotta (Maus), Taffani etc. kommen keine Tetraden vor. In diesen Fällen sollen ähnliche Chromosomen entstehen, wie sie Carnoy und andere bei den Amphibien beschrieben haben, d. h. bei den Chromosomen der ersten Richtungsspindel soll eine doppelte Längsspaltung vorkommen.

geworden. Der Unterschied besteht nur darin, dass bei Ophryotrocha die Querteilung der in reduzierter Zahl vorkommenden Chromatinschleifen zur vollständigen Trennung der beiden so entstandenen Chromosomen führt. Die Bildung der Tetraden kommt nun bei dieser Polychaete dadurch zustande, dass je zwei längsgespaltene Chromosomen sich hintereinander legen. Die nach dieser Weise gebildeten Tetraden von Ophryotrocha sind sodann vollkommen gleichwertig mit denen von Cyclops und Paludina. Durch die Beobachtungen an Paludina finden ferner die Angaben Rückerts bei Cyclops ihre Bestätigung, Angaben, die neulich von Lerat (02) auf Grund neuer Untersuchungen bezweifelt worden sind, da er behauptet, dass die Tetraden bei Cyclops keine echten Tetraden sind, weil die von Rückert angegebenen Querspalte sich nicht nachweisen lässt. Die Ähnlichkeit der Chromosomen bei Cyclops mit Tetraden soll dadurch entstanden sein, dass das Chromatin sich mehr an den Enden des längsgespaltenen Chromosoms aufgehäuft hat. Die Reifeteilungen bei Cyclops sollen daher dem heterohomoeotypischen Teilungsschema seines Lehrers Grégoire (05) einzureihen sein. Wie bekannt, hat Grégoire den Versuch gemacht, alle Reifeteilungen, sowohl der tierischen wie auch der pflanzlichen Geschlechtszellen einem einheitlichen Schema einzureihen. Nach dieser Auffassung würden in der ersten Reifungsteilung stets Chromosomen eintreten, die aus zwei Ästen bestehen. Die erste Teilung trennt diese beiden Äste von einander (heterotypische Teilung). Die Tochterchromosomen erleiden schon in der Anaphase eine Längsteilung, gelangen so auch in die zweiten Reifungsspindel in welcher die beiden Längshälften getrennt werden: homoeotypischer Teilungsmodus. Die zweite Teilung würde somit sicher eine Äquationsteilung sein. „Si donc il intervenait ici (bei Cyclops) une reduction Weismannienne, elle se produirait non pas à la seconde cinèse (d'après le processus admis par Rückert et Häcker); mais à la première.“ (Lerat (02), p. 411). Die Stadien Lerats sind aber gerade an der wichtigsten Stelle für diesen Nachweis, wie er selbst angibt, unzureichend gewesen; er konnte die Vorgänge, welche sich bei der zweiten Reifeteilung abspielen, nicht beobachten.

Beim Übergehen in die erste Richtungsspindel stellen sich die Tetraden von Paludina mit ihrer Längsachse parallel der Äquatorialplatte ein, die Karyokinese trennt sodann gleichwertige

Hälften der die Tetraden bildenden Chromosomen. Die erste Teilung wäre dann eine Äquationsteilung im Sinne Weismanns. Die Einstellung der Dyade in der zweiten Richtungsspindel konnte ich nicht beobachten, aber nach den bis jetzt bei anderen Tieren beschriebenen Fällen, spricht alles dafür, dass die Teilung durch die achromatische Brücke der Dyade stattfinden wird. In diesem Fall gelangen verschiedene Chromosomen zur Verteilung: es wäre also ein Fall von Reduktionsteilung vorhanden. Bei dem ganzen Reifungsprozess werden wir somit eine Postreduktionsteilung haben. Ich begnüge mich, hier auf diese Deutung der Reifungsvorgänge bei Paludina, die man ihnen von dem Weismannschen Standpunkt aus geben kann, hinzuweisen, ohne dass es der Ausdruck meiner persönlichen Auffassung ist. Wie ich es am Ende der Arbeit auseinandersetzen werde, bin ich mit Fick (05) geneigt, allen diesen komplizierten Vorgängen nicht jene Bedeutung zukommen zu lassen, die ihnen jetzt fast allgemein von dem Weismannschen Standpunkte aus zugesprochen wird.

Wir haben nun weiter zu prüfen, wie sich die Befunde an Paludina gegenüber der von Boveri in mehreren Schriften verteidigten Individualitätshypothese der Chromosomen verhalten.

Die gleich nach der ersten Andeutung der Tetradenausbildung beginnenden rückgängigen Prozesse führen im Stadium des dictyenen Kernes zu einer vollständigen Auflösung der Chromatinschleifen und zu der Zusammenballung des Chromatins in einzelne Chromatinklümpchen, welche sich bald darauf in einen oder zwei grosse Chromatinhaufen ansammeln. Angesichts dieser tiefgreifenden Umwandlungen des Chromatins bleibt von der ersten Kernstruktur keine sichtbare Spur zurück; es kann dann von einer Erhaltung der Individualität der früheren Chromosomen keine Rede sein. Alles wird so umgeändert, so durcheinander geschoben, dass von einer Kontinuität der ursprünglichen Chromosomen nichts zu sehen ist. Genau solche tiefgreifende Umänderungen sind auch durch v. Winiwarter (00) bei den Säugetieren durch Carnoy und Lebruin (97—03) bei den Amphibien, von Fick (93) bei Axolotle, Lubosch (02) bei Triton etc. etc. beschrieben worden. Man kann nicht von der Kontinuität eines Gebildes sprechen, das während einer langen Periode vollständig verschwindet. Dem scheint nun zu widersprechen, dass

bei der Reifungsteilung die Chromosomen in derselben Zahl und in derselben Struktur, wie sie in der ersten Phase angedeutet wurden, auftreten. Ich kann aber „in der Zahlenkonstanz absolut keinen Beweis für die Erhaltung der Individualität“ (Fick 05) erblicken, übereinstimmend mit Fick, dessen Kritik über die Individualitätshypothese ich mich vollkommen anschliesse. Die Zahl der Chromosomen ist eine Zelleigenschaft, welche für jede Art charakteristisch ist und immer auftritt, wenn es nötig ist, das Chromatin gleichmässig auf zwei Zellen zu verteilen (siehe p. 105, auch Fick, Delage (99, 01). Die Individualitätshypothese kann sich daher in ihrem ursprünglichen Wert, der in der Annahme von verschiedenem morphologischen und physiologischen Charakter der einzelnen Chromosomen besteht, kaum erhalten. Die Individualitätshypothese Boveris und die sich eng daran anknüpfende Gonomeriehypothese Rückerts und Häckers haben zur Folge gehabt, dass bei der Betrachtung der Zelle ein grosser, ja sogar ausschliesslicher Wert auf die chromatische Substanz der Zelle gelegt wurde. Man ist so weit gegangen, dass Boveri (04) sogar die Frage, ob nicht vielleicht zwischen Chromosomen und Plasma eine Art symbiose besteht, als diskutabel erklärt. Eine glückliche und epochemachende Wendung von dieser Überschätzung des Chromatins, machen die Arbeiten Prof. Hertwigs, die eine rein physiologische Auffassung der Zelle durch Erforschung der Wechselbeziehung zwischen Kern und Protoplasma zu ergründen suchen.

An dieser Stelle wäre auch die Frage aufzuwerfen, was für eine Bedeutung die Rückbildungsprozesse der chromatischen Figuren, wie sie bei Paludina nach der ersten Ovocytenentwicklungsphase so deutlich hervortreten, hätten? Wie kommt es ferner zu einem Riesenwachstum der Eizelle unter gänzlichem Ausbleiben der Teilungen bei derselben? Wie kommt es, dass eine regelmässige Anordnung des Chromatins, wie sie als Vorbereitung zur Teilung aufzutreten pflegt, eine Rückbildung erfährt und in so offenkundiger Weise einer gleichförmigen Verteilung des Chromatins Platz macht? Ausgehend von seiner Lehre über die Kernplasmarelation hat R. Hertwig versucht, diese Prozesse als eine rückgängig gemachte Teilung auf-

zufassen.[1]) Wie bekannt, besagt diese Lehre, dass der Quotient, den man erhält, wenn man die Masse der Kernsubstanz durch die Protoplasmamasse dividiert, eine gesetzmässige Grösse ist. Gelingt es, wie es Gerossimoff für Spirogyren gezeigt hat, durch experimentelle Eingriffe die Kernmasse auf das Doppelte zu vergrössern, oder wird durch physiologische Zustände eine Vergrösserung der Kernmasse herbeigeführt, so wächst auch die Zellsubstanz auf das Doppelte, beziehentlich auf eine der Kernzunahme proportionale Grösse, d. h. die gesamte Zelle wird in entsprechender Weise grösser." Bei den Eizellen sind auch dieselben Vorgänge zu beobachten, d. h. ein starkes Wachstum des Kerns mit nachfolgendem Wachstum des Plasmas. Wie die Befunde an Paludina zeigen, tritt nach der ersten Ovocytenentwicklungsphase eine Teilungshinderung des Kerns ein, welche dadurch zum Ausdruck kommt, dass derselbe in dem Zustande der pulverisierten Chromatinverteilung, wie sie vor dem leptotenen Stadium zu beobachten ist, wiederkehrt. Die Teilung des Kernes bleibt aus; er wächst dadurch ins Übermässige und infolgedessen tritt auch das starke Plasmawachstum auf, welches für die zweite Phase der Ovocytenentwicklung charakteristisch ist. „Sollten die hier angestellten Erwägungen sich als berechtigt erweisen, so wäre die Enstehung von Riesenzellen mit Riesenkernen in folgender Weise zu erklären. Infolge von Ernährung und Wachstum bildet sich eine Kernplasmaspannung aus, welche ohne Kern- und Zellteilung nur durch Kernwachstum ausgeglichen wird. Dieser Prozess würde sich in regelmässigen Zwischenräumen wiederholen; wie es bei Eiern mit künstlicher Parthenogenesis geschieht, wenn die Teilungsimpulse nicht genügen um Kern — und Zellteilung zu bewirken." „Bei Protozoen- und Ovarialeiern würde die Kernplasmaspannung durch Ernährung immer neu erzeugt werden." Welcher Natur aber die Ursachen sind, welche die Auslösung der Hemmungsprozesse für die Teilung der Eizelle bewirken, lässt sich vorläufig nicht beantworten.[2])

[1]) Diese Gedanken von R. Hertwig sind in seiner noch nicht veröffentlichten Schrift „Über Cytotypisches und organotypisches Kernwachstum" enthalten. An dieser Stelle möchte ich dem Herrn Professor bestens danken, dass er mir gütigst die Arbeit im Manuskript zum Lesen gegeben hat.

[2]) Inzwischen habe ich meine Gedanken über die Natur der Geschlechtszellen und die bei denselben vorkommenden abortiven Teilungen näher präcisiert

2.

Jetzt komme ich zur Besprechung einer der strittigsten, dabei aber auch der interessantesten Fragen der Cytologie — der Frage nach der Entstehung und physiologischen Bedeutung der Chromidien.

Wie sind die Befunde an Paludina und Helix zu deuten und was für Schlussfolgerungen sind daraus zu entnehmen?

Bei den männlichen und weiblichen Geschlechtszellen von Paludina wie auch von Helix war ein Merkmal mit der grössten Konstanz und Regelmässigkeit immer wiederzufinden, d. i. bei ihrer Entstehung sind die Chromidien stets in engstem Zusammenhang mit dem Kern. Man sieht sie so dicht an der Kernmembran anliegen, dass diese undeutlich werden kann, ja man bekommt manchmal sogar den Eindruck, als ob die Membran an gewissen Stellen gänzlich aufgelöst ist. Ziehen wir dabei die auffallende Erscheinung in Betracht, dass ein gewisser Zusammenhang zwischen der Entstehungsstelle der Chromidien und den Umwandlungen, welche das Chromatin im Kern erfährt, existiert, z. B. dass im Pachytenstadium die Chromidien nur an der begrenzten Stelle der Kernmembran angehäuft sind, nach der die Chromatinschleifen konvergieren; dass die Chromidien sich erst später allmählich von dem Kern in das Innere des Plasmas verstreuen; dass jede neue Entstehung wieder dicht am Kern beginnt und dabei eine Verbindungsbrücke zwischen den neu entstehenden und den schon gegen die Peripherie der Zellen gerückten Chromidien erhalten bleibt; zieht man alle diese Befunde in Betracht, so ergibt sich als die nächstliegende Annahme, dass dieser enge Zusammenhang zwischen Kern und Chromidien nur genetischen Ursprungs sein kann. Alles deutet darauf hin, dass die Chromidien direkt aus dem Kern entstehen, um sich nachträglich in dem Plasma zu verstreuen. Für eine solche Deutung sprechen auch die Befunde Hertwigs (02, 03a, 04) an den Protozoen, bei welchen in gewissen Funktionszuständen Chromatin ins Plasma ausgestossen wird, dem Hertwig den Namen Chromidien gegeben hat. Es ist nur die Frage, ob wir berechtigt sind, die an der Protozoenzelle gewonnenen Resultate auch auf die Zellen der Matazoen zu

und eingehend in meiner Arbeit „Depression der Protozoonzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen“ ausgeführt. (Arch. f. Protistk. 1907.) Zusatz bei der Korrektur.

übertragen. Eine Antwort darauf geben uns die Experimente Goldschmidts (04a), welcher gefunden hat, dass, wenn man Ascariszellen stark funktionieren lässt, die Chromidien auch an Masse zunehmen. Er hat es ausserdem sehr wahrscheinlich gemacht, dass die Chromidien bei Ascaris direkt aus dem Kern entstehen. Gerade solche Beziehungen zwischen Zelltätigkeit und Entwicklung der Chromidien hat auch Mathews (99) bei den Pancreaszellen der Amphibien konstatiert[1]) und sie als vom Kern entstehend betrachtet. In seiner Arbeit über die physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni (04) erwähnt auch R. Hertwig, dass bei gewissen Zuständen des Eies Chromatin vom Kern ins Plasma ausgestossen wird. Denselben Ursprung haben auch Henschen (04) für die Chromidien der Eizellen von Helix und Schmidt (04) für die der Proteuseier angenommen. Da Goldschmidt erst kürzlich die hier einschlägige Literatur zusammengestellt hat, brauche ich nicht noch einmal auf sie einzugehen und kann auf die Arbeit Goldschmidts verweisen. Ich begnüge mich, nur zu betonen, dass bei einer so grossen Verbreitung und einer so grossen morphologischen und physiologischen Übereinstimmung der Chromidien bei den Proto- und Metazoen ein verschiedener Ursprung derselben unwahrscheinlich ist. Die grosse Verbreitung der Chromidien in stark funktionierenden Gewebszellen deutet darauf hin, dass sie nur Ausdruck eines wichtigen physiologischen Zustandes der Zelle sein können und dass dieser Zustand in dem ganzen Tierreich prinzipiell der gleiche sein muss.

Trotz der Angaben Hertwigs, welcher eine Entstehung der Chromidien aus dem Kern für Actinosphaerium bewiesen hat, konnte man nun die Ansicht verteidigen, dass es bei den Metazoen anders sei, dass die hier als Chromidien bezeichneten Gebilde im Protoplasma entstehen. Eine dritte Möglichkeit ist ausgeschlossen. Würde man annehmen, dass die Chromidien Plasmaursprungs sind, so bleibt der enge Zusammenhang, welcher zwischen Chromatin und Entstehung der Chromidien nachzuweisen ist, unverständlich. Unverständlich bleibt auch die Tatsache, dass die

[1]) Ich selbst habe von den Leberzellen von Planorbis Bilder, welche bis zu allen Einzelheiten vergleichbar mit denen von Mathews sind, bekommen, Befunde, die noch nicht veröffentlicht sind.

Chromidien nur dicht an dem Kern entstehen und nicht irgendwo in dem Plasma.

So viel man über die Entstehung und die Bedeutung des Nebenkernes in den männlichen Geschlechtszellen von Helix, welcher (der Nebenkern) als grosses und leicht sichtbares Gebilde zuerst die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt, geschrieben hat, so wenig ist die Frage nach seiner morphologischen und physiologischen Bedeutung geklärt. Um einen Überblick über die hier herrschenden Meinungsverschiedenheiten zu geben, will ich nur kurz die Anschauungen einiger Autoren wiedergeben, auf eine eingehende Berücksichtigung der einschlägigen Literatur verzichtend, da dies erschöpfend in der umfangreichen Arbeit Ancels (02) geschehen ist, auf die ich deshalb verweise.

Die erste Beobachtung des Nebenkernes in den männlichen Geschlechtszellen von Helix stammt von Platner (85). Über dessen Entstehung konnte damals der Verfasser nichts Bestimmtes sagen. Ein Jahr später (86) nimmt er an, dass der Nebenkern einen direkten Kernursprung hat, um in einer noch späteren Arbeit von dieser Meinung wieder abzukommen und die Ansicht zu vertreten, dass der Nebenkern aus dem Zwischenkörper der Spindel entsteht. Murray (98) bringt den Nebenkern in Zusammenhang mit der Sphäre und beschreibt in seinem Zentrum zwei Centrosomen. Die stärker gefärbten Ränder des Nebenkernes sind nur Teile von der Membran dieser Sphäre. von Korff (99) nimmt auch an, dass der Nebenkern von der Sphäre abstammt und bringt ihn in Zusammenhang mit dem Idiozom von Meves. Nach Bolles Lee (02) bildet sich der Nebenkern aus den Resten der Spindel (rayons fusorial). Diese seine Auffassung hält er auch in seiner neuesten Arbeit (04) aufrecht: „Le corps connus sous le nom Nebenkern n'est pas autre chose, qu'un paquet de rayons fusoriaux en dégénérescence, et ce fait a été demontré par l'observation continue sans aucune lacune (unterstrichen im Original) de ces rayons pendant toute la durée de leur existence."

In seiner 1905 erschienenen Arbeit nimmt Tschassownikoff an, „dass der Nebenkern eine Anhäufung einer besonderen Substanz (nähere Angaben über dieselbe gibt der Verfasser nicht) darstelle, welche wie andere Organe — Kern, Centrosomen —

von einer Zellgeneration auf die andere übergeht und dabei wächst, was besonders beim Vergleichen der Grösse dieser Gebilde von den Spermatogonien und Spermatiden in die Augen fällt" (p. 339—340). Zimmermann (91) dagegen leitet von dem Nebenkern die Asteren der achromatischen Figur ab usw.

Nach Prenaut (99) und Ancel (02) bildet sich der Nebenkern aus den im Plasma vorhandenen gefärbten Schleifen. Besonders wertvolle Beobachtungen in dieser Beziehung sind in der Arbeit Ancels vorhanden, in welcher er die Entstehung und die Umwandlungen des Nebenkerns bis zu der Ausbildung der Spermatiden verfolgt.

Durch meine Beobachtungen über Entstehung und Auflösung des Nebenkerns bin ich, wie aus der eben gegebenen Literaturübersicht hervorgeht, mit den Ansichten der meisten Autoren in Widerspruch geraten (Platner, Murray, Korff, Bolles Lee, Tschassownikoff, Zimmermann u. a.). Für mich ist der Nebenkern kein Gebilde für sich, sondern ein Zwischenstadium in der Umwandlung der Chromidien; denn wie wir gesehen haben, nach kurzer Existenz zerfällt der Nebenkern in seine Bestandteile, die Pseudochromosomen oder die Chromidialschleifen. In dieser Beziehung stimme ich vollkommen mit den Angaben von Prenaut und besonders mit denen von Ancel überein, die den gleichen Ursprung des Nebenkernes annehmen, ohne übrigens sein späteres Schicksal verfolgt zu haben. Eine wesentliche Abweichung von den Anschauungen dieser Forscher ist in der Frage nach der ersten Entstehung der Chromidien gegeben. Sie betrachten die Chromidien als ein höher differenziertes Plasma.

Was lehren uns nun die Beobachtungen am Helix? Sie zeigen, dass die von verschiedenen Autoren unter den Namen Mitochondria, Pseudochromosomen, Archoplasme, Ergastoplasme, Nebenkern, Idiozome (nur in gewissen Fällen), Idiozomrest beschriebenen Gebilde sich auf verschiedene, vereinzelt betrachtete Stadien einer und derselben Entwicklungsreihe der Chromidien beziehen. Über die Identität aller dieser Gebilde lässt sich kaum noch streiten. So sehen wir, dass die von Goldschmidt (04a) in seiner Chromidialapparatlehre vorausgesehene Einheitlichkeit der erwähnten Plasmaeinschlüsse, am Helix ihre vollste Bestätigung findet.

Einen Schritt weiter führen die an der Zwitterdrüse von Helix nach Behandlung mit der Osmiumsäure-Methode nach Kopsch (02) und der Formaldehyd-Wasser-Osmiumsäure-Methode nach Einar Sjövall (05), gewonnenen Tatsachen. Die dabei erzielten Schwärzungen entsprechen vollkommen bis in die kleinsten Feinheiten den Gebilden, welche ich mit den Safranin- und Eisenhämatoxylin-Färbungsmethoden bekommen habe; hier ist auch die erste Entstehung der Chromidien, ihre Umwandlung in Chromidialfädchen, in Pseudochromosomen und Nebenkern, der Zerfall derselben und die schliessliche Ausstossung der Chromidien ohne weiteres zu verfolgen. Mit genau derselben Deutlichkeit und Präzisheit ist auch der Apparato-reticolare (= die Osmiumnetze, d. h. jene im Plasma der Ganglienzellen vorkommenden färbbaren fadenförmigen Gebilde) geschwärzt worden. Diese Osmiumreaktion lässt die Homologisierung der Osmiumnetze der Ganglienzellen mit den Chromidien der Geschlechtszellen als sehr berechtigt erscheinen. Zumal sind die Netzfiguren der Ganglienzellen ebensogut auch durch andere Methoden nachweisbar. Holmgren (00—02) konnte sie nach der Fixierung mit Pikrinsäure-Sublimat mit Toluidin-Erythrosin färben; Nelis (99) hat sie nach Sublimatfixierung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Die Gangliennetze sind auch von anderen Autoren mit den bei anderen Zellarten beschriebenen Plasmaeinschlüssen verglichen worden Z. B. Fürst (00) homologisiert die Netze in den Ganglienzellen vom Lachs mit den Mitochondrien von Benda und den Pseudochromosomen Haidenheins. Einar Sjövall (05) findet es sehr wahrscheinlich, dass die Osmiumnetze der weissen Blutkörperchen und die der Ganglienzellen homologe Gebilde sind. v. Bergen (04) hat gefunden, „dass die Osmiumnetze in so gut wie allen Zellenarten dargestellt werden können.“ Einar Sjövall in seiner ausserordentlich vorsichtig gefassten Arbeit, identifiziert die von Ballowitz (00) in den Epithelzellen von Membrana descemetii als „Centrophormien“ beschriebenen Gebilde mit den Osmiumnetze der Ganglienzellen. Die Centrophormien, welche von Ballowitz durch Eisenhämatoxylin dargestellt, und die er in engen Zusammenhang zu der Sphäre brachte, haben sich ebensogut auch mit Osmiumsäure geschwärzt. Eine Beziehung der in den Ganglienzellen beschriebenen Osmiumnetze zu den Zentralkörperchen konnte auch Sjövall nachweisen. Das Netz

weist „während der ganzen embryonalen Zeit eine konstante und nicht zu verkennende Beziehung zu den Zentralkörperchen auf, jedoch ist diese nur eine Lagebeziehung; das Netz ist also keine „Sphärenstruktur" (Ballowitz), sondern eine vollkommen selbständige Bildung." — Dass die Beziehung der Chromidien zu den Zentralperkörchen nur topographischer Natur ist, konnte ich auch an den männlichen Geschlechtszellen von Paludina nachweisen. An der Fig. 123, Taf. VI ist nämlich zu sehen, dass die beiden Centrosomen gerade auf entgegengesetzter Seite der Chromidialanhäufung liegen.[1])

Nach dem unzweifelhaft erbrachten Beweis, dass bei den männlichen Geschlechtszellen von Helix die Mitochondrien, Pseudochromosomen und der Nebenkern (mit seinen vielen Namen) verschiedene Stadien von der Entwicklung ein und desselben Gebildes — die Chromidien — sind, ist es dem färberischen und morphologischen Verhalten nach anzunehmen, dass auch die Osmiumnetze der Ganglienzellen und folglich die Centrophormien Ballowitzs, mit den Chromidien zu identifizierende Gebilde sind.

Am Schluss dieser Betrachtungen möchte ich die Tatsache[2])

[1]) Kürzlich konnte auch Zweiger (06) bei den Spermatocyten von Forficula die Unabhängigkeit zwischen Centrosom und Mitochondria (Chromidien) beobachten: die Centrosomen liegen nicht in dem Chromidialgebilde selbst, sondern in der Nähe desselben. Solche Fälle sind auch von Meves (00, 03) beschrieben worden.

[2]) In einer seiner späteren Arbeiten („Ein Versuch das Binnennetz von Golgi-Kopsch bei der Spermato- und Ovogonese zu homologisieren", Anat. Anz. 1906) versucht Einar Sjövall die Osmiumnetze der Ganglienzellen und die Centrophormien Ballowitzs mit dem „Idiozomrest" der Geschlechtszellen (was ja auch richtig ist) zu homologisieren. Diese Gebilde sollen ihrerseits eine scharf umgrenzte Gruppe von primären Zellbestandteilen darstellen, welche nichts mit den Mitochondrien (= Chromidien) zu tun haben und denen eine wichtige Rolle in dem Zellenleben zufallen würde. Von den schon besprochenen Befunden bei Paludina und Helix ausgehend, habe ich versucht nachzuweisen (näheres darüber siehe in meinem Artikel „Zur Frage der Homologisierung des Binnennetzes der Ganglienzellen mit den Chromidien der Geschlechtszelle", Anat. Anz. 1906)

1) dass der „Idiozomrest" nichts weiter als ein chromidiales Gebilde ist, welches als solches vollkommen dem gleichwertigen Gebilde der weiblichen Geschlechtszellen gleichzustellen ist, und

2) dass diese Gebilde, wie die Befunde an den Osmiumpräparaten von Helix zeigen, homolog dem Binnennetz der Ganglienzellen, resp. den Centrophormien von Ballowitz sind. — Zusatz bei der Korrektur.

nicht unerwähnt lassen, dass das Chromatin auch in der Äquatorialplatte der Geschlechtszellen, wie es mir schien, mit den Osmiummethoden völlig ungefärbt bleibt. Da ich der Ansicht beipflichte, dass die Chromidien vom Kerne abstammen, ist für mich dieses Verhalten von grosser Wichtigkeit. Wenn man aber bedenkt, dass das im Plasma ausgestossene Chromatin unter der Einwirkung desselben und den eintretenden Degenerationsprozessen chemische Veränderungen erfährt, wird vielleicht die Schwärzung der Chromidien verständlich sein.

Nach den vorangegangenen Erörterungen über die Entstehung und Umwandlung der Chromidien wird es berechtigt sein, sich näher mit der Frage nach ihrer Bedeutung und möglichen Funktion zu beschäftigen. Von der grossen Verbreitung, welche die Chromidien in den verschiedensten Geweben fast aller Tierklassen besitzen, ist auf ihre ausserordentlich grosse Wichtigkeit in dem Zellleben zu schliessen.

In der Beurteilung der Bedeutung der Chromidien stehen sich zwei Auffassungen gegenüber: die Auffassung R. Hertwigs (1899—1902), welche die Chromidienbildung als Konsequenz der physiologischen Tätigkeit der Zelle betrachtet. Nach der zweiten Auffassung, welche von Schaudinn (1903), besonders aber von Goldschmidt (1904) vertreten ist, steht die Chromidienbildung im Zusammenhang mit der wichtigsten Zellfunktion, der Vererbung. Von den Tatsachen bei den Proto- und Metazoen ausgehend, dass es bei gewissen Funktionszuständen der Zelle zu einem Austritt von Chromatinsubstanz aus dem Kern kommt, fasst Goldschmidt dieses ins Plasma ausgetretene Chromatin als solches auf, das ausschliesslich mit den trophischen Funktionen der Zelle im Zusammenhang steht und kommt zu dem Schluss, dass „jede tierische Zelle ihrem Wesen nach doppelkernig ist: sie enthält einen somatischen und einen propagatorischen Kern. Ersterer steht den somatischen Funktionen, Stoffwechsel und Bewegung vor und kann vorherrschend Stoffwechselkern oder Bewegungskern sein. Der propagatorische Kern enthält vor allem die Vererbungssubstanzen, denen auch die Tätigkeit zukommt, einen neuen Stoffwechselkern zu erzeugen.“ „Die beiden Kernarten sind gewöhnlich in einem Kern, dem Amphinucleus, vereinigt. Die Trennung kann in mehr oder minder hohem Maße erfolgen.“

— „In Gewebszellen kann die Trennung gar nicht bemerkbar sein, wie in den meisten nicht lebhaft funktionierenden Zellen, auch fertig ausgebildeten Eizellen. Innerhalb des Kernes kann sie dann besonders bei Eizellen bemerkbar werden in der Unterscheidung zweier Chromatinarten, des Idiochromatins und Trophochromatins. Deutlich wird dann die Trennung, wenn Teile des somatischen Kerns ins Plasma gelangen (im Original nicht unterstrichen), hier Chromidien bildend. Bei Drüsenzellen besonders tritt dies in regelmässigen Perioden ein, bei Eizellen während der Dotterbildung. Eine nahezu vollständige Trennung kann dann in Ganglienzellen und Muskelzellen verwirklicht sein. Der somatische Kern liegt als Chromidialapparat im Plasma, steht aber in engster Verbindung mit dem vorwiegend propagatorischen Kern, von dem aus er immer neu ersetzt wird."

In den zitierten Stellen sind die wichtigsten Anschauungen Goldschmidts über die Bedeutung der Chromidien kondensiert. Diese Betrachtungsweise setzt voraus das Vorhandensein von zweierlei chromatischen Substanzen in der Zelle, deren Aufgabe ist es, die Zellfunktionen zu dirigieren. Die eine Art des Chromatins hat nur mit der Vererbung zu tun (Idiochromatin), der anderen Art dagegen werden, gemeinsam mit dem Plasma, alle übrigen Zellfunktionen überlassen (Trophochromatin). Viele wichtige Bestätigungen scheint die Doppelkernigkeitshypothese in der Gruppe der Protozoen (Untersuchungen von Schaudinn, Prowazek, neulich auch von Neresheimer[1]) zu finden, bei welchen die Ausbildung der Geschlechtskerne in so prägnanter Weise vor sich geht, dass man es gestehen muss, dass die Vorgänge, welche sich bei der Geschlechtsvermehrung der Protozoen abspielen, vor der Hand keine andere einheitliche und zusammenfassende Deutung zulassen. Bei der Metazoenzelle ist ausserdem ein enger Zusammenhang zwischen Auftreten der Chromidien und der Funktionsintensität der Zelle zu bemerken. Das im Plasma ausgestossene Chromatin wird manchmal in dem Haushalt der Zelle benützt, z. B. Koltzow (06) sieht die Chromidien eine Rolle bei der Ausbildung der Arme der Dekapodenspermien spielen; viele Autoren haben von den Chromidien den Spiralfaden der Spermatozoen abgeleitet[2])

[1]) Der Zeugungskreis von Opalina. Sitzgb. d. Ges. f. Morph. und Phys. München, 1906, Heft 1.

[2]) Neulich hat Koltzow diese Entstehung für den Spiralfaden bei den Spermatozoen von Helix angegeben.

und letzteren in Zusammenhang mit der Bewegung des Schwanzes gebracht (Benda 02). Öfters ist auch beschrieben worden, besonders von Van der Stricht 04, 05a, b und seine Schüler Holander, Lams etc.), dass die Chromidien direkt an der Ausbildung des Deutoplasmas teilnehmen. Bei anderen Fällen werden aber die Chromidien einfach im Plasma aufgelöst (Gewebszellen).

Da Goldschmidt in seiner Doppelkernigkeitshypothese versucht, die Tatsachen von den grossen Chromatinverlusten besonders bei der Entwicklung der Geschlechtszellen im Einklang mit den Vererbungstheorien Weismanns zu bringen, kommt er dadurch in enge Berührung mit den herrschenden Anschauungen über das Vererbungsproblem. Infolgedessen kann auch eine eingehende Kritik seiner Hypothese nur von hier ausgehen. Es hiesse die Rahmen meiner Arbeit überschreiten, wenn ich mich hier in die Frage einliesse, ob wir überhaupt berechtigt sind, in dem Chromatin den ausschliesslichen Träger der Vererbung zu sehen und schliesslich, ob die Auffassung über eine scharfe Trennung von zweierlei Chromatine — Tropho- und Idiochromatin — beizubehalten ist. So sehr auch die mikromeristischen Vererbungstheorien ein wohl geordnetes Ideenganze darstellen, lässt es sich nicht verhehlen, dass im letzten Punkt alle diese Vorstellungen mutati mutandis zu der alten Präformationslehre zurückführen. Die Stimmen, welche sich in der letzten Zeit gegen diese Auffassungsweise immer wieder erheben und die Tatsachen [1]) sowie die theoretischen Betrachtungen, welche sich gegen dieselbe geltend machen können, mehren sich mehr und mehr (O. Hertwig, Fick [06] u. a.). Abgesehen von diesen allgemeinen Erwägungen behält die Goldschmidtsche Auffassung, besonders in der Gruppe der Protozoen, den Wert einer zusammenfassenden und konsequent durchgeführten Arbeitshypothese.

Der Auffassung Goldschmidts steht diejenige R. Hertwigs (02, 03a, b, 04) entgegen, welch letztere bei der Beurteilung der Zellvorgänge von einem rein physiologischen Standpunkt aus-

[1]) Ich erwähne hier nur die neuen Untersuchungen Godlewskys jun., welche, wenn auch noch nicht nachgeprüft, zeigen, dass der Anteil des Plasmas bei der Vererbung nicht zu unterschätzen ist. Godlewsky hat gefunden, dass die mit Crinoiden Sperma befruchteten kernlosen Echinideneier die Charaktere der Echinidenlarven aufweisen.

geht und zwar von der Lehre der Kernplasmarelation [1]). R. Hertwig konnte nachweisen, dass bei den stark funktionierenden Zellen ein übermässiges Wachstum des Kerns zu Ungunsten des Plasmas stattfindet. Das für das normale Leben der Zelle nötige Gleichgewicht in der Kernplasmarelation wird dadurch gestört. Die Zelle sucht sich aus diesem Zustand herauszuhelfen, indem sie ein Teil von dem Kernchromatin ins Plasma ausstösst, Chromidien bildend. Diese Auffassungsweise erklärt damit auch das Zusammenfallen zwischen der starken Zellfunktion und reichlichen Chromidienausbildung. Das Austreten der Chromidien vor der Teilung der Geschlechtszellen kann somit als ein Vorgang aufgefasst werden, der die in abnormen Zustand geratene Zelle, teilungs- und lebensfähig macht.

Von diesen Anschauungen R. Hertwigs ausgehend, fasse ich auch die Entstehung der Chromidien als einen Prozess auf, welcher den Zweck hat, die Kern-Plasmarelation aufrecht zu erhalten. Ich betrachte die Chromidien als morphologische Konsequenzen des Zellwachstums und der Zelltätigkeit.

Trotzdem unsere Kenntnisse in den intimeren Prozessen des Zelllebens sehr mangelhaft sind und noch keine in grossen Zügen durchführbare Zusammenfassung ermöglichen, verspricht doch die durch die Arbeiten R. Hertwigs inaugurierte Richtung, welche sich zur Aufgabe gestellt hat, die Wechselbeziehungen zwischen Kern und Plasma tiefer zu erforschen, wichtige Aufschlüsse über das Zellleben zu erbringen. Beim Verfolgen des Grundgedankens Hertwigs über die Kernplasmarelation bin ich zu Anschauungen gekommen, welche in vielen Punkten sehr viel gemeinsames mit den Ausführungen Hertwigs aufweisen, obwohl diese von anderem Gesichtspunkt aus gemacht sind. Viele Berührungspunkte sind auch mit den Anschauungen Ficks (06) gegeben. Nachstehend werde ich versuchen, diese Gedanken kurz zu skizzieren, in der Annahme, dass dies auch dann von Nutzen ist, wenn sie auch das Schicksal so vieler bis jetzt ausgesprochener allgemeiner Vorstellungen teilen sollten.

Von dem Standpunkt der Kern-Plasmarelationslehre ausgehend, sehen wir, ob nicht eine befriedigende Erklärung für die so hoch komplizierten Teilungserscheinungen der somatischen Zellen und die alleinstehenden Reifungserscheinungen der Ge-

[1]) Näheres über die Grundgedanken dieser Lehre siehe Kapitel VI, S. 94.

schlechtszellen zu geben ist — Teilungen, die als Hauptbeweis für die Wahrscheinlichkeit der Vererbungstheorien Weismanns angesehen sind.

Die durch Hertwig (05) angeregten Untersuchungen E. von Wirzbizkis zeigen, dass in dem Wachstum des Kerns zwei Momente zu unterscheiden sind: — funktionelles Wachstum und Teilungswachstum. Das letztere bedingt die rasche Zunahme der Kernmasse auf das doppelte vor der Teilung der Zelle. Die Kernplasmaspannung steigert sich, und ein Zurückkehren zu dem normalen Zustand wird nur durch eine strikte Verteilung des Chromatins auf zwei Zellen ermöglicht: die Zelle teilt sich und dadurch wird die normale Kernplasmarelation wieder hergestellt. Eine strikte Verteilung des Chromatins ist aber in einem nicht differenzierten Zustand, in einem Zustand, wo das Chromatin auf dem ganzen Liningerüst verstreut ist, wie das in dem Ruhekern der Zelle der Fall ist, undenkbar, sie ist mechanisch unmöglich. Sie wird ermöglicht nur durch das Anordnen des Chromatins in Stäbchen, Schleifen und anderen geometrischen Formen, die durch Quer- oder Längsteilung eine gleichmässige Halbierung zulassen. Die Zahl der dabei sich differenzierenden Chromatinfiguren — der Chromosomen — ist eine Zelleigenschaft speziell für jede Tierart. Dass dieselbe aber nicht von grosser Bedeutung ist, zeigt der grosse Unterschied, welcher bei nächstverwandten Arten und Subspezies auftritt. In dieser Beziehung stimme ich mit den von Fick (05) in seiner Chromatin-Manövrier-Hypothese entwickelten Anschauungen überein. Das Auftreten der komplizierten karyokinetischen Figuren und die Individualisierung der Chromosomen aus dem Kerngerüst ermöglicht somit die Herstellung der normalen Kernplasmarelation der Zelle.

Weit merkwürdiger und unverständlicher scheinen die nur in den Geschlechtszellen vorkommenden zwei Reifungsteilungen aus denen Zellen entstehen, die im normalen Zustand teilungsunfähig sind, und ohne das herantreten der Befruchtung unfehlbar zu Grunde gehen. (Von dieser Regel gibt es zwar Ausnahmen: die Drohneneier etc.— siehe S. 107). Die Teilungen der Geschlechtszellen unterscheiden sich somit von denen aller übrigen somatischen Zellen. Während bei den letzteren die Teilung als ein Regulationsprozess anzusehen ist, sind die Reifeteilungen nicht in

dieser Kategorie anzuordnen. Durch das Ausbleiben des Chromatinwachstums zwischen den beiden Reifeteilungen wird dieselbe Chromatinmenge, welche in normalen Verhältnissen (bei den somatischen Zellen) auf zwei Zellen verteilt wird, nun auf vier Zellen verteilt und der nach der ersten Reifungsteilung herbeigeführte Normalzustand wird dadurch hochgradig gestört. [1]) Dieser anormale Zustand wird erreicht durch das Auftreten von der Tetradenbildung. Alle die komplizierten Prozesse, welche die Tetradenbildung begleiten, haben den Zweck, eine möglichst präzise Verteilung des Chromatins auf die vier Zellen herbeizuführen. Sie enthalten, sozusagen, kondensiert die Prozesse, welche in den normalen Teilungen auf zwei Zellgenerationen entfallen. Es ist durchaus gleichgültig, wie die Tetraden dabei zustandekommen, ob eine Konjugation oder nur eine Längs- oder Querteilung eintritt, ob in der Richtungsspindel die erste resp. die zweite Teilung der Tetraden eine Längs- oder eine Querteilung ist. Wichtig ist der Endzweck; dass das Chromatin auf vier Zellen verteilt wird. Die Herbeiführung dieser Vierteilung des Chromatins (Zoogonnes, Goldschmidt (5) ist aber auch durch andere Modi denkbar. So sehen wir, dass die Tetraden durchaus nicht in dem ganzen Tierreich verbreitet sind. Was für ein Modus für die Vierteilung des Chromatins in den verschiedenen Arten und Tierklassen sich verwirklicht, ist für den Endzweck nicht von Bedeutung, wie es auch der Fall war mit der Zahl der Chromosomen bei den gewöhnlichen karyokinetischen Teilungen. Das letztere, wie das erstere ist eine Zelleigenschaft, ein Manöverierzustand des Chromatins, wie ich ihn mit dem Ausdruck von Fick für die somatischen Teilungen bezeichnen möchte.

So sehr auch man bemüht war, von dem Weismannschen Standpunkt ausgehend, ein einheitliches Schema in allen diesen Prozessen zu entdecken, ist es doch nicht geglückt. Es sind so viel Modi von Tetradenausbildung und Verteilung bekannt

[1]) In diesen seltenen Fällen sogar, wo zwischen den beiden Reifungsteilungen eine Ruheperiode eingeschaltet ist, kommt es niemals zu einer Verdoppelung des Chromatins. Das Chromatin weist inzwischen nur eine unbeträchtliche Grössenzunahme auf. Ich erinnere nur an die Angaben Hertwigs (98) bei den Reifungsteilungen von Actinosphaerium und an die daran anknüpfenden Verallgemeinerungen.

geworden, dass man sich kaum mehr zurecht finden kann. Wenn wirklich die Tetraden diese Bedeutung hätten, die ihnen die mikromeristischen Vererbungstheorien zuschreiben, so müsste, angesichts der Wichtigkeit der sich dabei abspielenden Prozesse, eine grosse Einheitlichkeit in dem ganzen Tierreich nachzuweisen sein. Das ist aber nicht der Fall.

Es ist aber ein Unterschied in den Reifungsteilungen der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen. Während bei den männlichen Geschlechtszellen auch das Plasma gleichmässig verteilt wird und dadurch vier ziemlich lebensfähige Zellen entstehen, in denen die Kernplasmastörung durch den grossen Chromatingehalt bedingt wird (ein Teil vom Plasma wird nachträglich bei der Spermienhistogenese abgestreift), verläuft die Reifung der Eier derart, dass dem späteren Schicksal gemäss, nur eine von den Zellen die ganze Plasmamasse enthält, indem die Richtungskörper nur verschwindend kleine Plasmamengen bekommen. Die Kernplasmarelation wird hier durch die grosse Plasmamasse hochgradig gestört. So sehen wir, dass die Ursache der Störung in den beiden Geschlechtsarten gerade im entgegengesetzten Verhältnis zwischen Kern und Plasma beruht. Durch das Auftreten von der Amphimixis wird dadurch die Eizelle in den Zustand vor der Ausstossung der zweiten Richtungskörper gebracht; das Ei wird in Bezug auf Chromatinmenge in den Zustand des parthenogenetischen Eies versetzt und dadurch von neuem Entwicklungsfähig gemacht. Wir kommen daher zu dem Resultat, dass die Befruchtung, von der gewöhnlichen Parthenogenese nur den Vorteil der Amphimixis für sich hat.[1]) Das befruchtete, wie auch das gewöhnliche

[1]) Wenn auch gewöhnlich bei der Reifung der parthenogenetischen Eier die Bildung des zweiten Richtungskörpers ausbleibt, oder die angebahnte Bildung desselben rückgängig gemacht wird (Artemia — Brauer [93], Petrunkewitsch [02], kommen auch Fälle vor, wo parthenogenetisch sich entwickelnde Eier zwei Richtungskörper bilden (Drohneneier u. a.). Über die hier möglichst mitspielenden Regulationsprozesse, welche die betreffenden parthenogenetischen Eier entwicklungsfähig machen, wissen wir bis jetzt gar nichts, wie wir auch durchaus im unklaren sind über das Wirken der Chemikalien bei der Herbeiführung der künstlichen Parthenogenese. Es ist möglich, dass in den beiden Fällen ähnliche Regulationsprozesse sich abspielen, welche im Stande sind, eine Normierung der Kernplasma Relation herbeizuführen. Indem ich mich weiterer blossen Spekulationen über diese Fragen enthalte, begnüge ich mich mit der Konstatierung dieser Schwierigkeiten und mit dem Hinweis, dass sie später einmal vielleicht befriedigend erklärt werden können.

parthenogenetische Ei (welches nur einen Richtungskörper gebildet hat) unterscheiden sich aber von den durch gewöhnliche somatische Zellteilungen entstandenen Zellen dadurch, dass durch die Richtungskörperbildung immer noch eine Kernplasmaspannung erhalten bleibt, welche durch die grössere Plasmamasse bedingt wird. Dieser Zustand verursacht die rasch aufeinanderfolgenden Teilungen der Eizelle bis zu dem Stadium, in welchem die Kernplasmarelation in den normalen Verhältnissen zurückkehrt und dadurch die Furchungszellen das Tempo der gewöhnlichen somatischen Zellteilungen annehmen. —

Auf die Frage, wie diese merkwürdigen Regulationsprozesse in den Geschlechtszellen zu Stande gekommen sind, möchte ich nicht näher eingehen. Die sich dabei aufdrängenden phylogenetischen Spekulationen haben vorderhand bei den noch sehr mangelhaften Kenntnissen der Zellphysiologie keinen grossen Wert. Sie werden uns nur von dem Terrain der Tatsachen entfernen.[1])

Zusammenfassung.

1. In dem Eiwachstum von Paludina vivipara lassen sich zwei scharf abgegrenzte Phasen unterscheiden:
   a) Die erste Phase ist die, welche von den Ovogonien beginnend sich bis zum Dictyestadium erstreckt. In das Ende dieser Phase fällt die erste Andeutung der Tetradenbildung.

[1]) In dem einen Jahr, welches seit dem Niederschreiben dieser Arbeit verflossen ist, habe ich Gelegenheit gehabt die Verhältnisse bei noch anderen Geschlechts- und Gewebszellen und besonders die Verhältnisse bei der Fortpflanzung der Protozoen durch eigene Beobachtungen näher kennen zu lernen. Indem ich die bei den Protozoenzellen (Infusorien) gewonnenen Tatsachen auf die Geschlechtszellen der Metazoen vergleichend verallgemeinerte, bin ich zu präziseren und in manchen Punkten bischen abweichenden Auffassungen über die Natur der Geschlechtszellen und den bei denselben sowohl während der Vermehrungs- als auch während der Wachstumsperiode sich abspielenden Vorgänge gekommen, als die sind, welche ich hier in den letzten drei Seiten wiedergegeben habe. Diese theoretischen Anschauungen habe ich in meiner Arbeit „Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen“ ausgeführt. Da ich in der erwähnten Arbeit eine einheitliche Auffassung auch der Vorgänge, welche sich bei der Eibildung von Paludina abspielen zu geben versucht habe, verweise ich auf dieselbe als Ergänzung und nähere Präzisierung der hier gestreiften Fragen. — Zusatz bei der Korrektur.

b) In der zweiten Phase treten im Keimbläschen Rückbildungsprozesse auf, welche zu einer vollständigen Auflösung der in der ersten Eientwicklungsphase differenzierten Chromatinfiguren führen; das Keimbläschen kehrt wieder zu dem Chromatinklümpchenstadium zurück. Diese Phase dauert sehr lang und während derselben finden die Deutoplasmabildungsprozesse statt.

2. Die Keimflecke sind Doppelnucleoli welche durch Zusammenlegen eines Plastinnucleolus und eines Chromatinnucleolus entstehen. Übergänge zwischen den beiden letzten Nucleolenarten sind vorhanden.
3. Männliche und weibliche Geschlechtszellen sind durch die Anwesenheit von Chromidien ausgezeichnet; dieselben entstehen bei Paludina, wie auch bei Helix immer dicht an dem Kern und weisen einen sehr engen Zusammenhang mit den Chromatinumwandlungen, welche sich in demselben abspielen auf, was zu Gunsten der Auffassung spricht, dass die Chromidien vom Kern abstammen.
4. Die Chromidienbildung ist wenig auffällig in der ersten Phase des Wachstums, und nimmt während der zweiten enorm zu. Die reichlichste Chromidienausbildung fällt mit der stärksten Zelltätigkeit zusammen, die Chromidien sind daher in enger Beziehung zu den regulatorischen Prozessen der Zelle zu bringen.
5. Der Nebenkern (Idiozome [selten] Idiozomrest etc.) und die Pseudochromosomen (Archoplasme, Ergastoplasme) bei den männlichen Geschlechtszellen von Helix pomatia sind nur Zwischenstadien in den Umwandlungen der Chromidien (Mitochondria, Chondromiten). In den Endstadien der Spermiohistogenese wird ein Teil von den Chromidien samt einem Plasmaklümpchen abgestreift.
6. Mit der Osmiumsäure-Methode von Kopsch und die Formaldehyd-Wasser-Osmiumsäure-Methode von Einar Sjövall schwärzen sich die Chromidien der Geschlechtszellen von Helix genau so gut wie die „Osmiumnetze“ (apparato reticolare) der Ganglienzellen, ein Verhalten das für die Identität dieser Gebilde spricht.

VII. Anhang.

Zu der Frage nach dem Spermatozoendimorphismus bei Paludina vivipara.

Die spermatogenetischen Untersuchungen der letzten zehn Jahre haben die höchst merkwürdige Tatsache zu Tage gefördert, dass in den Hoden sehr vieler Tiere gleichzeitig und nebeneinander zwei Spermienarten entstehen, die sich mehr oder minder noch von den ersten Entwicklungsstadien an unterscheiden. Sie haben ferner gezeigt, dass der Spermatozoendimorphismus in gewissen Tierklassen (Aves, Amphibia, Arthropoda, Gasteropoda, Oligochaeta) eine sehr verbreitete Erscheinung ist.

Alle bis jetzt bekannten Fälle lassen sich in zwei Gruppen einteilen. In die erste Gruppe sind diejenigen zu stellen, in welchen der Dismorphismus durch eine Verdoppelung der Chromatinsubstanz bei einem Teil der Spermatozoen bedingt wird. Das wird erreicht durch das Ausbleiben der letzten Spermatocytenteilung (Aves, Amphibia, Oligochaeta, Sporozoen (Stylorhynchus) Diesen Fällen scheint eine nicht allzugrosse Bedeutung zuzukommen; sie lassen sich als durch Entwicklungsstörung entstanden, leicht erklären.[1])

Nicht so ist es aber der Fall mit der zweiten Gruppe, in welcher der Dimorphismus durch die Entwicklung von Spermien bedingt wird die nur einen kleinen Teil von der ihnen zukommenden chromatischen Substanz besitzen, bei denen die Verminderung des Chromatins sogar soweit gehen kann, dass das fertige Spermatozoon chromatinfrei ist und nur noch ein Centrosom bekommt. Dieser Fall ist bei der Bombycidae — Pygaera — (apyrenen Spermien) verwirklicht (Meves 03). Ausser diesen extremen Fällen kommen bei den Insekten, in welcher Klasse der Spermatozoendimorphismus am stärksten vertreten ist, auch solche Fälle vor, wo nur ein geringer Chromatinunterschied gegeben ist, die eine Hälfte der sich entwickelnden Spermatozoen besitzt nur ein Chromosom weniger als die andere (Wilson [06], Paulmier,

[1]) Ob auch der durch Professor Léger (04) bei der Sporozoen Stylorhynchus entdeckte Fall von Microgometen Dimorphismus hier zu stellen ist, ist vor der Hand unentschieden trotzdem, dass die eine Microgometenart auch hier durch das Ausbleiben der letzten Teilung entsteht. Die beiden Microgometenarten kehren immer mit grosser Constanz und Regelmässigkeit wieder.

De Sinety, Mc. Clung [00] etc.) Dieser Fall wird erreicht, indem bei der letzten Spermatocyten-Teilung eines von den Chromosomen ungeteilt bleibt und in eine der so entstandenen Spermatiden übergeht, und die andere dadurch ein Chromosom weniger erhält.

In die zweite Gruppe sind auch die Prosobranchier zu stellen, bei welchen der Dimorphismus der Spermatozoen sehr verbreitet (Paludina, Murex, Pteroceras, Strombus, Cypraea etc.) und am eingehendsten untersucht ist (Duval, M. v. Brunn [84], Platner, Auerbach [96], v. Erlanger, Brock [87] etc. Meves [03]. Das Lieblingsobjekt dieser Untersuchungen ist Paludina vivipara gewesen, an welchen die eingehendste Untersuchung der Spermiendimorphismus durch Meves gemacht ist. In Paludina entstehen zur gleichen Zeit und in fast gleicher Anzahl zweierlei Spermien, die Oligopyrenen (wurmförmigen) und die Eupyrenen (haarförmigen). Die ersteren besitzen nur eines von den den Geschlechtszellen zukommenden 14 Chromosomen; die eupyrenen Spermien dagegen weisen die normale Chromosomenzahl — 14 — auf, einen Befund den ich bestätigen kann. So sehr unsere Kenntnisse über die rein morphologischen und histogenetischen Fragen des Spermiendimorphismus sich erweitert haben, ebenso sehr befinden wir uns noch im Dunkel bezüglich den Ursachen seiner Entstehung und der ihm zukommenden Bedeutung. Der Umstand, dass der Spermiendimorphismus der zweiten Gruppe mit allen seinen Modalitäten eine weit verbreitete Erscheinung in dem Tierreich zu sein scheint, macht es a priori wahrscheinlich, dass die apyrenen und oligopyrenen Spermatozoen, ebenso wie die eupyrenen, bei der Befruchtung Verwendung finden würden. Es würde dann im Fall, dass apyrene Spermatezoen vorliegen, in der Natur das Gleiche entstehen, was Boveri künstlich hervorgerufen hat. Er vermochte nämlich ein nur mit Spermiocentrosoma befruchtetes Ei zur Entwicklung zu bringen.

Dienen die apyrenen und oligopyrenen Spermatozoen zur Befruchtung so muss ihnen eine besondere Rolle bei derselben zufallen. Es wäre die naheliegende Idee in diesem Fall, dass sie mit der Geschlechtsbestimmung in Zusammenhang zu bringen sind. Diese Vermutung ist schon von verschiedenen Forschern (Leydig [50], Meves [03] etc.) ausgesprochen worden, eine theoretische Begründung bekam sie aber durch die Arbeiten

R. Hertwigs (05a) über die geschlechtsbestimmenden Ursachen in dem Tierreiche überhaupt.

Im Gegensatz zu der besprochenen Auffassungsweise steht die Ansicht nicht weniger Autoren, welche es in Abrede stellen, dass die Spermatozoen mit abnormem Chromatingehalt zur Befruchtung verwendet wurden. Sie stützte sich auf Erfahrungen an Paludina vivipara. Zwar hatte schon Leydig im Jahre 1850 die Beobachtung gemacht, dass die beiden Spermienarten ab und zu in dem Eiweiss der Uterusembryonen von Paludina zu finden sind.[1]) Diesen Angaben wurde jedoch neuerdings widersprochen. v. Brunn (84), der eine grosse Anzahl von Uteruseiern (unter Ei ist hier der mit Eiweiss umhüllte Embryo zu verstehen) zu verschiedenen Jahreszeiten untersucht hat, konnte nicht ein einziges Mal die oligopyrenen Spermien konstatieren, und er kommt daher zu dem Schluss, dass dieselben niemals zur Befruchtung kommen. Eine Bestätigung dieser seiner negativen Befunde glaubt v. Brunn in dem Umstande zu sehen, dass die Einmündungsöffnung des Oviductes in das Receptaculum sehr eng ist und darum ein unüberwindliches Hindernis für das weitere Vordringen der durch ausserordentliche Grösse ausgezeichneten oligopyrenen Spermien stellt, eine Behauptung, die, wie ich später zu besprechen habe, den anatomischen Verhältnissen nicht entspricht. Er betrachtet daher die oligopyrenen Spermien als funktionslos und erklärt sie, die grosse Verbreitung des Hermaphroditismus bei den Gastropoden berücksichtigend, als rudimentäre modifizierte Eier, welche auf die Abstammung der Prosobranchier von hermaphroditen Formen hindeuten. Dieser Betrachtungsweise schliesst sich Koehler (92) und neuerdings Otto (06) an. Brock (87) kann der Meinung v. Brunns, dass die oligopyrenen Spermien funktionslos sind, nicht beistimmen, trotzdem dass er nach den Untersuchungen v. Brunns den Beweis für die Nichtbeteiligung der oligopyrenen Spermien bei der Befruchtung als erbracht ansieht. Auerbach (96) dagegen vertritt die ganz unbegründete Meinung, dass die oligopyrenen Spermien möglicherweise eine Rolle bei dem Wachstum der eupyrenen Samenfäden spielen. Er gibt an, dass

[1]) Die Eier umhüllen sich mit der Eiweissmasse noch im Oviduct. Ohne direkte Beobachtungen am Oviduct selbst zu machen, hat Leydig von seinem Befund richtig den Schluss gezogen, dass eventuell die beiden Spermien im Oviduct, wo die Befruchtung vor sich geht, vorkommen können.

die letzteren in einem gewissen Entwicklungsmoment in Stoffaustausch mit den oligopyrenen Spermien treten, eine Behauptung, die sich nicht bestätigen lässt.

Bei dieser Sachlage und bei dem grossen Interesse der Frage war es wünschenswert, durch eingehende Untersuchungen möglichst präzise Beobachtungen zu bekommen, welche wenigstens das Feld der Spekulationen beschränken können. Durch die eingehenden Untersuchungen Meves, ist es als bewiesen zu betrachten, dass die oligopyrenen Spermien in ihrer Entstehungsweise mit den Spermien übereinstimmen, dagegen sich ganz anders verhalten wie die Eier. Damit scheint mir die Unhaltbarkeit der von Brunn, Koehler und Otto vertretenen Auffassung erwiesen zu sein. Es bleibt daher nur die Frage zu entscheiden, ob den aberranten Spermien nicht eine Funktion bei der Befruchtung einzuräumen ist. Es frägt sich nun, welcher Art diese Funktion ist Dienen die merkwürdigen Spermatozoen nur als Hilfsapparate bei der Befruchtung, oder bewirken sie die Befruchtung selbst?

Es war hierbei zuerst die Frage zu entscheiden, ob die beiden Spermienarten im Oviduct, wo die Befruchtung stattfindet, wirklich vorkommen. Der Beantwortung dieser Frage musste eine Vorfrage vorangehen: ob die beiden Spermienarten immer im Receptaculum zu finden sind, oder ob nicht etwaige Schwankungen vorkommen können, die durch eine verschiedene Langlebigkeit der

Monate	Im Receptaculum eu- u. oligopyrene Spermien	Im Recept. normale eu- u. degenerierte oligopyrene Spermien	ImRecept. nur eupyrene Spermien	Tiere mit leerem Receptaculum	Gesamtzahl der Tiere nach Monaten
	Zahl der Weibchen	Zahl der Weibchen	Zahl der Weibchen	Zahl der Weibchen	
Mai	11	5	2	5	23
Juni	6	1	1	2	10
Juli	91	9	53	28	181
August	55	21	18	42	136
September Oktober November	13	3	15	75	106
	176	39	89	152	476

Spermatozoen bedingt würden? Die Beobachtungen haben wirklich die letzte Vermutung bestätigt.[1]) Die vorliegenden Zahlen werden eine Vorstellung von den hier existierenden Verhältnissen geben.[2])

Bei Durchsehen der Tabelle fällt es gleich ins Auge, dass die Fälle, in welchen die beiden Spermienarten im Receptaculum vorhanden sind, sich am häufigsten finden. Nicht zu unterschätzen ist aber auch die Zahl der Fälle, wo im Receptaculum nur die eupyrenen Spermien vorhanden sind. Bei den meisten hier sich anreihenden Tieren ist die Spermatozoenmenge im Receptaculum gewöhnlich sehr gering. Die Tiere müssen schon längst copuliert haben, so dass mit der Zeit die eine Spermienart (immer die oligopyrene) durch Degeneration völlig verschwunden ist.[3]) Die übrigen Spermien (eupyrenen) machen in der Mehrzahl der Fälle einen noch ganz normalen Eindruck. (Das frühzeitige Verschwinden der oligopyrenen Spermien würde auch die Vermutung zulassen, ob nicht dieser Zustand durch den grösseren Verbrauch der oligopyrenen Spermien bei der Befruchtung bedingt werden kann. Diese Annahme würde aber nicht allzu grosse Wahrscheinlichkeit für sich haben, wenn man den Bau der weiblichen Geschlechtsorgane bei Paludina berücksichtigt. Das Receptaculum seminis, in dem die Spermien aufgehäuft sind, ist bei diesem Tier nur eine Erweiterung an den oberen Teil des Uterus und mündet einerseits im Uterus selbst,

[1]) Alle in diesem Kapitel zur Besprechung kommenden Beobachtungen sind von Anfang Mai bis Ende November 1905, d. i. sieben Monate lang unausgesetzt fortgeführt worden.

[2]) Diese Beobachtungen sind an frischem Material ausgeführt. In Fällen, wo das Vorhandensein der oligopyrenen Spermien wegen der eingetretenen Degeneration derselben nicht leicht zu konstatieren war, wurden die Receptaculi am sorgfältigsten durchgesehen. Trotzdem ist es möglich, dass bei manchen Fällen von der Rubrik „nur eupyrene Spermien“ auch degenerierte oligopyrene vorhanden sein könnten. Oder es ist möglich, dass bei manchen „Recept. leer“ einige Exemplare von übersehenen eupyrenen Spermien vorhanden waren. Diese möglichen Fehler sind aber nicht im Stande, die Resultate zu verändern.

[3]) Dass die Fälle, wo im Receptaculum nur noch eupyrene Spermien nachweisbar sind nicht durch solche Copulae, bei welchen in den Hoden des Männchens nur die eine Spermienart (die eupyrene) vorhanden sein könnte, entstanden sind, spricht der Umstand, dass in einer grossen Anzahl (ungefähr 100) darauf untersuchten Männchen die beiden Spermienarten immer nachweisbar waren.

andererseits im Oviduct. Er stellt somit nur eine Erweiterung eines kontinuierlichen Rohres dar. Die Spermien von Receptaculum dringen fortwährend und in gleichem Maße im Oviduct ein, ungeachtet, ob ein reifes Ei in demselben vorhanden ist, oder nicht. Das im Oviduct befruchtete Ei muss, um in den Uterus zu gelangen, den Weg durchs Receptaculum seminis selbst machen.) Ein Vermittlungsglied zu dieser Gruppe ist in dem Vorhandensein von Receptacula gegeben, wo die eupyrenen Spermien ganz normal, die oligopyrenen aber schon die Degenerationserscheinungen in mehr oder minder ausgesprochener Weise zeigen.[1]) Sehr oft ist auch die Zahl der Fälle, wo im Receptaculum gar keine Spermatozoen vorhanden sind. Diese Fälle können auf zweierlei Art entstanden sein: erstens, durch die vollkommene Degeneration der eupyrenen Spermien von der III. Rubrik, was auch in manchen Fällen stattfindet. Gewöhnlich aber sind die meisten in die IV. Rubrik entfallenden Tiere nicht geschlechtstätig. Die Zahl dieser Fälle ist besonders in den letzten drei Monaten (September, Oktober, November) stark ausgewachsen, weil ich in dieser Zeit sehr oft ziemlich ungünstiges Material zur Bearbeitung gehabt habe. (Die Tiere waren oft stark mit Cercarien infiziert, oder stammen aus Flüssen, wo gewöhnlich die Zahl der geschlechtsuntätigen Tiere sehr gross ist.)

Die oben angeführten Tatsachen sprechen dafür, dass die oligopyrenen Spermien kurzlebiger als die eupyrenen sein müssen. Um die Frage zu beantworten, wie langlebig die beiden Spermienarten sind, habe ich Tiere, welche in Copula waren, benützt. Gleich nach der Beendigung der Copula wurden die Weibchen von den Männchen getrennt und gesondert gezüchtet. Die nach 10 Tagen

[1]) Die erst auftretenden Degenerationsmerkmale bestehen in einer Gekörnelung des Spermienplasmas, gleich nach welcher eine Verdünnung und Ausziehung des Spermatozoons der Länge nach eintritt. Noch weiter rollt es sich mehr oder minder vollständig zusammen, welcher Prozess von dem Kopf- oder von dem Schwanzende seinen Anfang nimmt. Am Ende der Degeneration wird das Spermatozoon ein einfaches Plasmaklümpchen, auf dem noch der Cilienbüschel ganz deutlich zu sehen ist. Sehr oft sind auch die Fälle, wo die Spermatozoen ganz ausserordentlich ausgestreckt und verdünnt keine Bewegungen mehr aufweisen. Schliesslich zerfallen die Spermatozoen und werden resorbiert. Mit dem Fortschreiten der Degeneration werden auch die anfangs ganz energischen Bewegungen allmählich langsamer und langsamer, um schliesslich völlig in Stillstand zu treten.

anatomierten vier Weibchen zeigten noch die eu- und oligopyrenen Spermien im Receptaculum ganz normal, lebhaft und energisch beweglich. Nach 16 Tagen zeigten zwei Weibchen die oligopyrenen Spermien schon mit ziemlich fortgeschrittenen Degenerationserscheinungen, Bewegungen träge; die eupyrenen Spermien dagegen waren ganz normal. 28 Tage nach der Copula (fünf Weibchen) sind die oligopyrenen Spermien ganz degeneriert und zeigen keine Bewegungen. Aus ihrer geringen Zahl kann man schliessen, dass viele von ihnen schon früher zerfallen und resorbiert waren. Die eupyrenen Spermien sind dagegen noch schwach beweglich, immerhin sind auch sie schon ziemlich stark degeneriert. 50 Tage nach der Copula (neun Weibchen) war kein oligopyrenes Spermatozoon zu finden; die enpyrenen nur in geringer Zahl, degeneriert. Nach acht Monaten habe ich von sechs untersuchten Weibchen vier mit ganz leerem Receptaculum gefunden. In den anderen zwei sah ich vier bis fünf vereinzelte, unbewegliche eupyrene Spermien.

Diese Beobachtungen bestätigen die Annahme, dass die oligopyrenen Spermien früher als die eupyrenen degenerieren. Während schon nach 10—12 Tagen bei den oligopyrenen Spermien die Degenerationserscheinungen eintreten, findet bei den eupyrenen das erst nach ca. 25 Tagen statt.

Nach diesen Erfahrungen wurden zur Entscheidung der Frage, ob die oligopyrenen Spermien vom Receptaculum in dem Oviduct eindringen, nur solche Tiere berücksichtigt, welche die zweierlei Spermien normal im Receptaculum enthielten. Die von solchen Tieren (87 an Zahl) stammenden Oviducten wurden mit einem Teil vom Ovar und Receptaculum herauspräpariert, fixiert und in Serienschnitte zerlegt.

Die Untersuchung zeigte, dass in vielen Fällen, wo der Schnitt den Oviduct ganz parallel der Längsachse nach getroffen hat, so dass die darin enthaltenen Spermien nicht quer durchschnitten werden, bei geeigneter Färbung mit Eisenhämatoxylin die beiden Spermienarten im Oviduct in gleich grossen Mengen immer nachzuweisen sind, und das sowohl am Anfang wie auch in der Mitte des Oviducts, bis zur Einmündungsstelle des Ovars. In Oviducten von Tieren dagegen, deren Receptacula keine oligopyrenen Spermien enthalten, waren nur noch eupyrenen Spermien nachweisbar.

Nach diesen Befunden sind die so bestimmt lautenden Angaben v. Brunns als den tatsächlichen Verhältnissen nicht entsprechend zu betrachten und das um so mehr, da ich die oligopyrenen Spermien auch in der Eiweissmasse von drei Uteruseiern nachweisen konnte. Durch diese letzte Beobachtung konnte ich somit den alten viel bestrittenen, noch von Leydig (1850) stammenden Befund von oligopyrenen Spermien in der Eiweissmasse von Uteruseiern bestätigen, was auch nach den direkten Befunden im Oviduct selbst, zu erwarten ist.

Die Ursache der negativen Befunde der früheren Autoren ist erstens in dem Umstand zu suchen, dass sie die Verhältnisse im Receptaculum selbst nicht genügend berücksichtigt haben und zweitens in dem meist gelegentlichen Charakter aller dieser Beobachtungen. (Eine Ausnahme davon machen nur diejenigen von v. Brunn [84], welche aber nur an Eiern, die herauspräpariert waren, ausgeführt wurden.) In diese Kategorie sind auch diejenigen von Otto (96) zu stellen, der bei seiner eingehenden Untersuchung über die Entstehung und die Entwicklung der Gonade bei Paludina, auch diese Frage nebenbei streift. Er konnte die beiden Spermien im Oviduct nicht nachweisen, hat aber richtig erkannt, dass die Ursache für ihr eventuelles Nichteindringen im Oviduct nicht in der engen Einmündungsöffnung desselben liegen kann, wie es v. Brunn vermutete.

Nach diesen positiven Befunden wollte ich mich an den reifen Eiern selbst über das Verhalten der beiden Spermatozoen bei der Befruchtung überzeugen. Hier stiess ich aber auf ungeahnte Schwierigkeiten. Es hat sich herausgestellt, dass die reifen Eier äusserst selten zu finden sind. In der ganzen Geschlechtstätigkeitsperiode von Paludina (vom Frühling bis zum Spätherbst; das Maximum wird in den Monaten Juli, August und September erreicht) kommen bei einem Tier ungefähr 20 –25 Eier zur Befruchtung, d. i. fast jede Woche nur ein Ei. Bei diesen Verhältnissen war es ausserordentlich schwer, die reifenden Eier im Moment der Befruchtung zu bekommen und das um so schwerer, als nach den späteren Morulae- und Blastulae-Stadien zu beurteilen, die ersten Entwicklungsvorgänge sehr rasch vor sich gehen werden. In den 87 in Schnitten zerlegten Geschlechtsapparaten konnte ich im Oviduct selbst nur ein Ei finden. Es war zu einer Zeit abgetötet, in der noch das Keimbläschen vor-

handen war und das Spermatozoon gerade eindrang. Dasselbe war ein eupyrenes. An Schnittpräparaten konnte ich ausserdem drei weitere Eier an der Übergangsstelle des Oviducts im Receptaculum finden. Bei denselben war auch noch das Keimbläschen vorhanden. Nur bei einem von diesen Eiern konnte ich das Spermatozoon (eupyrenes) feststellen, bei den anderen, wegen der grossen Spermatozoenanhäufung, war das eventuell eingedrungene Spermatozoon nicht zu sehen.

Vermutend, dass vielleicht die Befruchtung in der Nacht vor sich gehen könnte, wie das der Fall bei manchen Tieren ist, habe ich Material (26 Tiere) auch in den verschiedensten Stunden der Nacht (von 8 Uhr abends bis 6 Uhr früh, in je zwei Stunden Intervall) fixiert, hatte aber auch hierbei keinen Erfolg. Bei dieser Sachlage auf weitere Schnittserien verzichtend, habe ich meine ganze Aufmerksamkeit auf die im Uterus sich findenden Stadien gerichtet. Die Furchungsprozesse der Eier beginnen erst im Uterus. Man hoffte daher, ohne die zeitraubende Schnittmethode anzuwenden, die Befruchtungsstadien am Anfang des Uterus durch direkte Präparation gewinnen zu können. Um die gewünschten Stadien zu bekommen, habe ich über 500 Weibchen anatomiert. Ich konnte nur vier Eier finden: eines von denen ist mir bei der Präparation verloren gegangen; an zwei anderen, welche noch mit Ruhekerne waren, konnte ich kein Spermatozoon nachweisen. (Wahrscheinlich waren das nicht normale Eier. Oder es wäre auch möglich gewesen, dass sie mit oligopyrenen Spermien befruchtet waren und die letzteren ihrem geringen Chromatingehalte nach schwer nachzuweisen wären. Diese Möglichkeit erwähne ich aber mit der grössten Zurückhaltung.) In das vierte in Fig. 57, Taf. VI wiedergegebene Ei ist ein eupyrenes Spermatozoon eingedrungen.

Es war schliesslich auch die letzte Möglichkeit berücksichtigt, d. i. ob nicht der Moment der Befruchtung mit der Begattung zusammenfällt. Für diesen Zweck habe ich 74 Pärchen in Copula gesammelt. Bei den copulierenden Tieren habe ich immer gewartet, bis die Copula zu Ende war (was 3—5 Stunden dauert).[1]) Nach der Copulation wurden die Tiere in verschiedenen Zeiträumen, gleich nach der Copula, 2, 6, 12 usw. Stunden später

[1]) Alles geschah in der Natur. In den Zuchtgläsern habe ich nur drei Pärchen in Copula bekommen.

abgetötet. Die gewonnenen Resultate waren negativ. Der Moment der Begattung hat keinen Einfluss über die Reifung der Eier. Und das ist auch bei Paludina naheliegend; das Receptaculum und das Oviduct enthalten immer viel Spermatozoen, welche die Befruchtung der gereiften Eier jederzeit vollziehen können.[1])

Um den Bericht der Beobachtungen abzuschliessen, möchte ich noch die folgenden statistischen Angaben über die Geschlechtsverhältnisse bei Paludina in der Natur anführen:

Monate	Männchen	Weibchen	Bemerkungen
9. Juli 1905	4	16	
19. „	24	36	
27. „	39	41	Sehr warm.
2. August	20	34	
9. „	47	64	
12. „	31	19	Kalt und regnerisch.
15. „	30	23	
16. „	9	11	
23. „	5	18	Warm.
29. „	14	15	
20. September	31	23	Am Tage selbst schön, vorher 10 Tage lang kalt und regnerisch.
28. „	9	6	
2. Oktober	2	—	Kalt, regnerisch.
7. „	3	4	
14. „	18	23	
19. „	29	8	Schöne Herbsttage.
20. „	6	4	
14. „	28	25	Von einer anderen Stelle gesammelt, als die unter 14. Okt. angegebenen.
4. November	5	8	Aus zwei verschiedenen Stellen Schnee, kalt.
4. „	4	5	
	338	382	

[1]) Bei der Arbeit fiel es mir auf, dass das Material von verschiedenen Gegenden nicht gleich günstig ist. Am günstigsten, in Bezug wenigstens auf junge Embryonalstadien, war das Material, welches im Moos (Schleiss-

Die gewonnenen Gesamtzahlen zeigen nur kleine Schwankungen in den Geschlechtsverhältnissen, wie das auch bei allen übrigen Tieren der Fall ist. Von den 720 Tieren, an welchen diese Zählungen vorgenommen wurden, sind 338 Männchen und 382 Weibchen, oder 47 % Männchen und 53 % Weibchen, oder 113 Weibchen auf 100 Männchen.

Wenn wir die Geschlechtsverhältnisse in den ganz heissen Julitagen nur bis zum 2. August berücksichtigen, so ergibt sich 41 % Männchen und 59 % Weibchen, oder 143 Weibchen auf 100 Männchen. Es wäre denkbar, dass die Fangresultate von der Verbreitung der Tiere und diese von besonderen Verhältnissen wie z. B. Temperatur, beeinflusst werden (bei eintretender Kälte verstecken sich die Weibchen früher als die Männchen). Die in dieser Richtung gesammelten Zahlen sind leider zu gering, um eine bestimmte Auffassung zu ermöglichen. Kurz gefasst sind die gewonnenen Resultate folgende:

1. Die oligopyrenen Spermien sind kurzlebiger als die eupyrenen. Die ersteren leben normal im Receptaculum 10—12 Tage, die zweiten 25—28 Tage.
2. Die oligopyrenen Spermien stehen in der Intensität der Bewegung den eupyrenen nicht nur gleich, sondern sind sogar etwas voraus.
3. In den Fällen, wo die beiden Spermien ganz normal im Receptaculum vorhanden sind, sind sie in gleich grossen Mengen auch im Oviduct nachzuweisen und zwar bis zu der Stelle, wo das Ovar im Oviduct einmündet.
4. Die Befruchtung der Eier geschieht im Oviduct.
5. Die Geschlechtsverhältnisse in der Natur zeigen keine grossen Schwankungen.

Trotz dieser Beobachtungen kann ich leider mit Sicherheit über die Funktion der oligopyrenen Spermien nichts sagen. Die entscheidenden Stadien für diesen Nachweis konnte ich nicht be-

heim b. München) gesammelt wurde. In ziemlich stark fliessenden Gewässern mit schlammigem Boden war es nicht so günstig zur Bearbeitung, da die Tiere nicht so stark geschlechtstätig waren. Das günstigste Tier, das ich gehabt habe (Mitte September), enthielt ausser den 17 schon mit Schale versehenen Embryonen noch sieben ganz junge Furchungsstadien, von dem Ei bis zum Stadium mit erster Schalenanlage.

kommen. Sollen die oligopyrenen Spermien aber irgend eine Funktion in Bezug auf die Eier haben, so kann diese am wahrscheinlichsten nur geschlechtsbestimmender Natur sein Eine andere mögliche Funktion der fraglichen Spermien in dem weiblichen Körper ist nicht zu finden.

München, den 25. März 1906.

Literaturverzeichnis.

Ancel, P. (1902): Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia. Arch. de Biol., Tome XIX.

Auerbach, L. (1896): Untersuchungen über die Spermatogenese von Paludina vivipara. Jen. Zeitschr., Bd. 30.

Ballowitz, E. (1895): Die Doppelspermatozoen der Dyticiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 60.

Derselbe (1900): Über das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56.

Benda, C. (1902): Die Mitochondria. Ergebn. der Anat. u. Entwicklungsg., Bd. XII.

Bergen, v. (1904): Zur Kenntnis gewisser Strukturbilder („Netzapparate", „Saftkanälen", Trophospongien") im Protoplasma verschiedener Zellarten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 64.

Bluntschli, H. (1904): Beobachtungen am Ovarialei der Monascidie Cynthia microcosmus. Morph. Jahrb., Bd. XXXII.

Boveri, Th. (1888): Zellenstudien. II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von Ascaris meg., Jena.

Derselbe (1888): Über partielle Befruchtung. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys., München, Bd. 4.

Derselbe (1890): Zellenstudien. III. Über das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. Jena.

Derselbe (1901): Merogonie und Ephebogenesis. Anat. Anz., Bd. XIX.

Derselbe (1904): Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

Brauer, A. (1893): Zur Kenntnis der Reifung des parthenog. sich entw. Eies von Artemia salina. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43.

Brock (1887): Über die doppelten Spermatozoen einiger exotischer Prosobranchier. Zool. Jahrb., Bd. 2.

Brunn, v. M. (1884): Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von Paludina vivipara. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 23.

Carnoy, J. B. et Lebrun, H. (1897—1903): La Cytodiérèse de l'oeuf. La cellule.

Clung, Mc. (1900): The spermatocyte divisions of the Acrididae. Bull. Univ. Kansas (Kansas Univ. Quart, Bd. 9).

Delage, Y. (1899): Etudes sur la Mérogonie. Arch. de Zool. expér., Bd. VII.

Derselbe (1901): Etudes experimentales sur la Maturation cytoplasmique et sur la Parthénogenèse artificielle etc. Arch. de Zool. expér., Bd. IX.

Derselbe (1901): Les theories de la fécondation. Verhandl. des fünften internationalen Zool. Kongr., Berlin 1901, S. 121.

Derselbe (1903): La structure de Protoplasme et les grandes problèmes etc. Paris.

Erlanger, v. (1891): Zur Entwicklung von Paludina vivipara. Morphol. Jahrbuch, Bd. XVII.

Fick, R. (1893): Über die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. LVI.

Derselbe (1899): Über die Eireifung bei Amphibien. Verhandl. d. Nat. Ges. in Tübingen.

Derselbe (1905): Betrachtungen über die Chromosomen; ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. f. Anat. u. Physiol.

Fürst (1900): Ringförmige Bildungen in Kopf- und Spinalganglienzellen bei Lachsembryonen. Anat. Anz., Bd. 18.

Derselbe (1902): Ringe, Ringreihen, Fäden und Knäuel in den Kopf- und Spinalganglienzellen beim Lachs. Anat. Hefte, Bd. 19.

Giardina, A. (1901): Origine dell'oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. XVIII.

Goldschmidt, R. (1902): Untersuchungen über Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei Polystomum integerrimum. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 71.

Derselbe (1904a): Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. (Histologische Untersuchungen an Nematoden II.) Zool. Jahrb., Bd. XXI.

Derselbe (1904b): Die Chromidien der Protozoen. Archiv f. Protistenkunde, Bd. V.

Derselbe (1905): Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus. Zool. Jahrb., Bd. XXI.

Golgi (1899): De nouveaux sur la structure des cellules nerveuses des ganglions spinaux. Arch. ital. d. biol., Bd. 31.

Grégoire, V. (1905): Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux régnes. La cellule, T. XXII.

Guenther, K. (1904): Über den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung. Zool. Jahrb., Bd. XIX.

Häcker, V. (1892): Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrbuch, Bd. V.

Derselbe (1895): Die Vorstadien der Eireifung und zusammenfassende Untersuchungen über die Bildung der Vierergruppen und das Verhalten der Keimbläschennucleolen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLV.

Derselbe (1899): Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena.

Derselbe (1902a): Über das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernanteile etc. Jenaer Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXVII.

Derselbe (1902b): Über die Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz vom Ei bis zu den Fortpflanzungszellen. Anat. Anz., Bd. XX.

Hartmann, M. (1902): Studien am tierischen Ei. I. Ovarialei und Eireifung von Asterias glacialis. Zool. Jahrb., Bd. XV.

Heider, K. (1906): Vererbung und Chromosomen. Jena.

Heidenhain, M. (1900): Über die Zentralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von Proteus etc. Anat. Anz., Bd. 18.

Henschen, F. (1904): Zur Struktur der Eizelle gewisser Crustaceen und Gastropoden. Anat. Anz., Bd. 24.

Henneguy, F. (1896): Leçons sur la cellule. Paris.

Hertwig, O. (1890): Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 36.

Derselbe (1906): Allgemeine Biologie. Jena.

Hertwig, R. (1898): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. München.

Derselbe (1899): Encystierung und Kernvermehrung bei Arcella. Festschrift für Kupfer.

Derselbe (1902): Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenkunde. Bd. I.

Derselbe (1902): Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitzungsb. d. math.-phys. Klasse der kgl. bayer. Ak. d. Wiss., Bd. XXXII.

Derselbe (1903a): Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. München, Verlag Lehmann.

Derselbe (1903b): Über Korrelation von Zell- und Kerngrösse und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centr., Bd. XXIII.

Derselbe (1904): Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni; nebst Bemerkungen zur Aetiologie der Geschwülsten. Festschrift Ernst Haeckel, Jena.

Derselbe (1905): Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. Zool. Gesellsch., 15. Vers., p. 186—214.

Holmgren (1900): Studien in der feinen Anatomie der Nervenzellen. Anat. Hefte, Bd. 15.

Derselbe (1901): Beiträge zur Morphologie der Zelle. I. Nervenzellen. Anat. Hefte, Bd. 18.

Derselbe (1902): Neue Beiträge zur Morphologie der Zelle. Ergebnisse von Merkel-Bonnet, Bd. XI.

Koehler (1892): Recherches sur la double forme des spermatozoides chez le Murex. Recueil zooligique Suisse, T. 5.

Koltzow (1906): Untersuchungen über die Decapodenspermien (Russisch).

Kopsch (1902): Die Darstellung des Binnennetzes in spinalen Ganglienzellen und anderen Körperzellen mittels Osmiumsäure. Sitzungsb. d. k. preuss. Akad. d. Wiss., phys.-math. Klasse, Bd. 40.

Korff, v. K.: Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54.

Korschelt, E. (1895): Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 60.

Korschelt und Heider (1902): Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil.

Lee, Arthur Bolles (1902): Nouvelles recherches sur le Nebenkern et la régression du fuseau caryocinétique. La cellule, T. XX, 1. fascicule.

Derselbe (1904): L'évolution du spermatozoide de l'Helix pomatia. La cellule, T. XXI, 2. fascicule.

Léger, L. (1904): La réproduction sexuée chez les Stylorhynchus. Arch. f. Protistenkunde, Bd. III.

Lerat (1902): La première cinèse de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du Cyclops strenuus. Anat. Anz., Bd. 21.

Leydig, Fr. (1850): Über Paludina vivipara. Ein Beitrag zur näheren Kenntnis des Tieres in embryologischer, anatomischer und histologischer Beziehung. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 2.

Loeb, J. (1899): On the Nature of the Process of Fertilisation and the artificial Production of Normal Larvae etc. American Journ. of Phys., Bd. III.

Lubosch, W. (1901): Über die Eireifung der Metazoen insbesondere über die Rolle der Nucleolarsubstanz und die Erscheinungen der Dotterbildung. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsg., Bd. XI.

Derselbe (1902): Über die Nucleolarsubstanz des reifenden Tritoneies nebst Betrachtungen über das Wesen der Eireifung. Habilitationsschrift. Jena.

Marcus, H. (1905): Über Samen- und Eibildung bei Ascaris mystax. (Vorläufige Mitteilung.) Sitzungsb. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München.

Mathews, A. M. (1899): The change in structure of the pancreas cell. Journ. Morphol., Bd. 15, Suppl.

Meves, Fr. (1896): Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. wiss. Anat., Bd. 48.

Derselbe (1900): Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56.

Derselbe (1903): Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung, nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 61.

Montgomery (1898): Comparative cytological Studies, with especial regard to the Morphology of the Nucleolus. Journal of Morphology, T XV.

Murray, J. (1898): Nebenkern in Spermatogenesis of Pulmonaten Helix and Arion. Zool. Jahrb. Morphol., Bd. XI.

Nelis (1899): Un nouveau détail de structure du protoplasme des cellules nerveuses (état spirémateux du protoplasme). Acad. r. d. Belgique. Bull. d. classes d. sciences.

Neresheimer, E. (1905): Über vegetative Kernveränderungen bei Amoeba Dofleinii (n. sp.). Arch. f. Protistenkunde. Bd. VI.

Obst, Paul (1899): Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoïden. Zeitschr. f. wiss. Zool Bd. LXVI.

Otto, H. und Tönniges, C. (1906): Untersuchungen über die Entwicklung von Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 80.

Plattner (1885): Über die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXV.

Derselbe (1886): Über die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kernteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVI.

Popoff, M. (1906): Zur Frage der Homologisierung des Binnennetzes der Ganglienzellen mit den Chromidien (= Mitochondria etc.) der Geschlechtszellen. Anat. Anz., Bd. 29, No. 9.

Prenant (1899): Sur le protoplasme supérieur. Journ. Anat. Physiol.

Derselbe (1888): Observations cytologiques sur les éléments séminaux de Gastéropodes pulmonés. La Cellule, T. IV.

Petrounkewitsch, A. (1902): Die Reifung der parthenogenetischen Eier von Artemia salina. Anat. Anz., Bd. 21.

Derselbe (1901): Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb., Bd. 14.

Rückert, J. (1892): Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz., Bd. VII.

Derselbe (1893): Zur Eireifung der Copepoden. Anat. Hefte, Bd. 44.

Schaudinn, F. (1905): Die Befruchtung der Protozoen. Verh. Deutsch. Zool. Ges.

Schreiner, A. und K. E. (1904): Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine Glutinosa. Arch. d. Biol., Tome XXI.

Dieselben (1904): Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. (Ein Beitrag zur Frage nach der Chromatinreduktion. Anat. Anz., Bd. XXIV.

Schmidt, V. (1904): Studien über Ovogenese. I. Die Wachstumsperiode der Eier von Proteus anguineus. Anat. Hefte, Heft 81.

Sjövall, Einar (1905): Über Spinalganglienzellen und Markscheiden. Zugleich ein Versuch die Wirkungsweise der Osmiumsäure zu analysieren. Anat. Hefte, Heft 91.

Van der Stricht (1902): Les „Pseudochromosomes" dans l'oocyte de chauve-souri. Compt. rendus de l'assoc. d'Anat., IV. Session, Montpellier.

Derselbe (1904): La structure de l'oeuf des Mammifères. Première Partie — L'oocyte au stade de l'accroissement. Arch. d. Biol., T. XXI.

Derselbe (1905a): La structure de l'oeuf des Mammifères. Seconde Partie — Structure de l'oeuf ovarique de la femme. Bull. d. l'Acad. R. d. Méd. de Belgique.

Derselbe (1905b): La structure de l'oeuf de chauve-souri (V. noctula). Verh. d. anat. Ges. auf d. 19. Versammlung.

Tönniges, C. (1895): Die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 61.

Tschassownikow, S., (1905): Über indirekte Zellteilung bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Anat. Hefte, Bd. 29.

Verworn: Allgemeine Physiologie.

Voinow, N. (1903): Sur l'existence d'une double spermatogénèse chez les papillons. Arch. d. Zool. Exp. et Gén. Notes et revue, No. 3.

Wassilieff, A. (1902): Über künstliche Parthenogenese des Seeigeleies. Biol. Centr., Bd. XXII.
Weismann, A. (1892): Das Keimplasma.
Derselbe (1904): Vorlesungen über Descendenztheorie.
Wheeler, W. M. (1895): The maturation, fecundation etc. of Myzostoma glabrum. Journ. Morph., Vol. X und Arch. Biol., T. XV.
Wilson (1900): The cell in development and Inheritance. New-York.
Derselbe (1906): The Chromosomes in relation to the determination of sex.
Winiwarter, v. (1900): Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (lapin et homme). Arch. de Biol., T. XVII.
Zimmermann, K. W., (1891): Über den Kernteilungsmodus bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Verh. d. anat. Ges.
Zweiger, H. (1906): Die Spermatogenese von Forficula auricularia. Zool. Anz., Bd. XXX, No. 7.

Figurenerklärung.

Tafel IV, V, VI und VII: Ovogenese, Chromidienbildung und Nucleolen bei Paludina vivipara. Tafel VIII: Bildung und Umwandlung der Chromidien bei den männlichen Geschlechtszellen von Helix pomatia. Tafel VI: Chromidien bei Helix ♀ und bei Paludina ♂.

Tafel IV.

Sämtliche Figuren (mit Ausnahme von Fig. IV) bei Leitz homog. Immersion 2 mm, Komp.-Ok. 18, Tubuslänge 170 mm, auf der Höhe des Mikroskoptisches gezeichnet. Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain (Ausnahme Fig. 8 und 19, — Hämatoxylin nach Delafield), Fig. 4, 12, 16, 19, 24, 26, 27 nach Zenckers Präparaten, Fig. 8 nach konz. Sublimatpräparat, alle übrigen nach in Petrounkewitschs Gemisch fixiertem Material.

Fig. 1. Übersichtsbild. Längsschnitt durch einen Teil des Ovars. Keimepithel, Follikelzellen, Ovocyten. Homog. Immers. $^1/_{12}$, Ok. 2, auf dem Arbeitstisch.
Fig. 2—4. Ovogonien.
Fig. 5—11. Ovogonienteilung.
Fig. 5—7. Ausbildung der Chromosomen.
Fig. 8. Äquatorialplatte vom Pol aus gesehen.
Fig. 9. Desgl. in Seitenansicht.
Fig. 10 u. 11. Tochterzellen.
Fig. 12—16. Ausbildung der Leptotenie. Chromidien.
Fig. 17 u. 18. Typisches Leptotenstadium.
Fig. 19 u. 20. Vorbereitung zum Synapsisstadium.
Fig. 21—23. Synapsisstadium. Chromidien.
Fig. 24 u. 25. Umbildung des Synapsisstadiums, Verkürzung des Fadens, vereinzelte Längsspalten

Fig. 26—28. Pachytene Kerne mit polarer Anordnung der Fäden, sieben Chromatinschleifen, Längsspaltung. Chromidienbildung auf den Pol beschränkt, wo die Chromatinschleifen die Kernmembran berühren.

Fig. 29—31. Ausbreitung der Chromatinschleifen im Kern. Auftreten einer Querspaltung, achromatische Verbindungsbrücke.

Fig. 29a und 31a. Quergeteilte einzelne Chromosomen (aus Fig. 29 und 31) mit deutlicher achromatischer Verbindungsbrücke.

Tafel V.

Sämtliche Figuren bei Leitz homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 18, Tubuslänge 170, auf der Höhe des Mikroskoptisches gezeichnet. Färbung mit Eisenhämatoxylin, Fixierung nach Petrounkewitsch.

Fig. 32—34. Vorbereitung zum Diplotenstadium. Auseinandergehen der Chromatinschleifen.

Fig. 34. Erste Andeutung von Deutoplasmabildung.

Fig. 35—38. Diplotenstadium.

Fig. 35. Bildung von Chromidien.

Fig. 39—41. Auflösung des Diplotenstadiums. Beginn des starken Wachstums.

Fig. 42 u. 43. Dictyestadium, starke Chromidienbildung, Beginn des Deutoplasmabildungsprozesses.

Fig. 44—48. Zusammenballung des Chromatins. Dotterbildung.

Tafel VI.

Fig. 57, 58, 61 nach Pikrinessigsäure fixierten und mit Borax-Carmin-Hämatoxylin Delafield gefärbten Totalpräparaten gezeichnet. Die übrigen Figuren nach mit Petrounkewitsch fixierten und mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten entworfen. Tubuslänge 170, auf der Höhe des Mikroskoptisches.

Fig. 49—54. Das Chromatin zusammengeballt, Deutoplasmabildung, Chromidien. Fig. 49—51 bei Leitz homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 18, Fig. 52, homog. Immers. 2 mm, Komp.-Okul. 12, Fig. 53, 54, homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 8 gezeichnet.

Fig. 55. Verstreuung des Chromatins auf das Liningerüst, gleich vor der Ausbildung der Tetraden. Homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 12.

Fig. 56. Erste Richtungsspindel. Im Plasma ein Plastinnucleolus. Homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 4.

Fig. 57. Befruchtungsstadium. Eupyrenes Spermatozoon, Tetraden (7), Plastinnucleolus. Homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 4.

Fig. 58. Zwei Tetraden aus Fig. 57 stärker vergrössert. Homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 18.

Fig. 59. Einstellung der Tetraden in der ersten Richtungsspindel.

Fig. 60. Deutoplasmakugel mit Fetttropfen. Homog. Immers. 2 mm, Komp.-Okular 18.

Fig. 61 Furchungsstadien, mit je 14 schleifenförmigen Chromosomen.

Fig. 109—113. Männliche Geschlechtszellen von Helix. Fig. 109—111. Spermatocyten — Chromidialkörner, Chromidialfädchen, Pseudochromosomen. Fig. 112. Spermatide: Bildung des Nebenkernes

aus den Pseudochromosomen. Fig. 113. Zerfall des Nebenkernes in Pseudochromosomen. Schwärzungen nach der Formaldehyd-Wasser-Osmiumsäure-Methode von Einar Sjövall. Leitz Homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 6, Tubuslänge 170; auf dem Arbeitstische.

Fig. 114—116. Ganglienzellen von Helix. Osmiumnetze. Kopschsche Osmiumsäure-Methode. Objekt. 7a, Ok. 6, Tubuslänge 170; auf dem Arbeitstische.

Fig. 117—120. Ovocyten von Helix — Chromidien. Flemmingpräparate. Färbung mit Safranin-Hämatoxylin Delafield. Fig. 117—118 bei homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 8. Fig. 119—120 homog. Immers. 2 mm, Ok. 0 gezeichnet.

Fig. 121—123. Spermatocyten von Paludina vivipara. Ausstrichspräparat, Pikrinessigs. Eisenhämatoxylin. Entstehung der Chromidien.

Fig. 123. Die Centrosomen an entgegengesetzter Seite als die Chromidialanhäufung. Homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 12.

Tafel VII.

Nucleolen bei Paludina vivipara.

Fig. 62—74 nach Flemmings Präparaten, Färbung Safranin-Anilinwasser-Gentianaviolett. Fig. 68, 69, 71 bei homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 12, Fig. 72 bei homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 8, die übrigen Figuren dieser Serie bei homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 18, Tubuslänge 170; auf der Höhe des Mikroskoptisches gezeichnet.

Fig. 62—67. Eier aus der ersten Wachstumsphase, das Chromatin rot, die Plastinnucleoli tiefblau gefärbt. Chromatinnucleoli nicht vorhanden.

Fig. 68—71. Zweite Eientwicklungsphase. Vermehrung der Plastinnucleoli, Entstehung von rotgefärbten Chromatinnucleoli (wie das Chromatin).

Fig. 72. Ausbildung des Doppelnucleolus.

Fig. 73 u. 74. Doppelnucleoli entstanden durch Zusammenlegen von je einem Plastin- (blau) und Chromatinnucleolus (rot).

Fig. 74. Vakuolisierung des Chromatinnucleolus.

Fig. 75 77. Doppelnucleoli, Fixierung Petrounkewitsch, Färbung mit Gentianaviolett.

Fig. 77. Die Chromatinhälfte des Doppelnucleolus ist blass wie das Chromatin, die Plastinhälfte tiefbau gefärbt.

Fig. 75—77. Umwandlung des Chromatin- in Plastinnucleolus; die beiden Hälften am Ende dieses Prozesses sind gleichmässig tiefblau gefärbt. Homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 12.

Fig. 83—85. Differente Färbung der Plastinnucleoli und des Kernchromatins durch Borax-Carmin-Bleu de Lyon. Fixierung konc. Sublimat. Homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 18.

Fig. 78—82. Ausstossung der Nucleoli aus dem Kern. In Fig. 80—82 ein Teil von der Kernmembran aufgelöst.

Fig. 78a. Doppelnucleolus mit stark vakuolisierter Chromatinhälfte. Homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 18.

Fig. 78 bei Leitz homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 8, Fig. 79 homog. Imm. $^1/_{12}$, Komp.-Ok. 6, Fig. 80 homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 6, Fig. 81, 82

homog. Immers. $^1/_{12}$, Komp.-Ok. 8, Tubuslänge 170 mm; auf dem Arbeitstisch. Fixierung mit konz. Sublimat, Färbung Hämatoxylin-Eosin.

Tafel VIII.

Chromidienentwicklung bei den männlichen Geschlechtszellen von Helix pomatia. Fixierung nach Flemming, Färbung mit Safranin-Hämatoxylin Delafield. Fig. 86—100, 102 bei homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 8, Tubuslänge 170; auf der Höhe des Mikroskoptisches gezeichnet.

Fig. 86—91. Entstehung der Chromidien.

Fig. 92—93. Ausbildung der Chromidialfädchen, Übergang zu den Pseudochromosomen.

Fig. 94—95. Chromidialfädchen, ausgebildete Pseudochromosomen.

Fig. 96—98. Ausbildung des Nebenkerns aus den Pseudochromosomen.

Fig. 99—102. Weitere Umwandlungen des Nebenkernes — Zerfall der Chromidialfädchen in Chromidialkörner. Zerfall des Nebenkernes im Pseudochromosomen.

Fig. 103—106. Gleiten der Chromidien des Achsenfadens entlang gegen das Ende des Spermatozoons und Abstreifen eines Teils des Plasmas und des Chromidialhaufens. Fig. 103. Querschnitt von einem Spermatozoon durch die Stelle der Chromidialanhäufung. Fig. 103 bei Okul. 0, Objekt. 7a, Fig. 103a homog. Immers. 2 mm, Ok. 0, Fig. 104 homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 6, Fig. 105—106 bei homog. Immers. 2 mm, Ok. 0 — gezeichnet.

Fig. 107 u. 108. Ausgebildete Spermatozoen.

Berichtigung.

Seite 33 und 34 lies statt Fettkörnchen, Fettkörnchenbildung, Fettkörnerausscheidung, Fetttropfen: **Eiweiss**körnchen, **Eiweiss**körnchenbildung etc.

Lebenslauf.

Geboren in Schumen (Bulgarien) am 29. April 1881, absolvierte ich 1898 das humanistische Gymnasium „Ferdinand I“ zu Varna. Ich studierte in Sofia, dann in München, wo ich im November 1906 das Doktorexamen bestand.

Methodi Popoff.